ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 90

6

ИЮНЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2005

Армен Леонович Тахтаджян, июнь 1974 г.

Этот номер «Ботанического журнала» посвящается почетному президенту Русского Ботанического общества, академику РАН, НАН Армении и многих других иностранных академий, замечательному ученому и человеку, много лет возглавлявшему редколлегию «Ботанического журнала»

АРМЕНУ ЛЕОНОВИЧУ ТАХТАДЖЯНУ

в связи с его 95-летием

Редколлегия «Ботанического журнала», Русское ботаническое общество, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН и все российские ботаники желают Армену Леоновичу доброго здоровья, бодрости и новых трудов на благо российской и мировой ботаники.

УДК 582.594.2

© Л. В. Аверьянов

АНАЛИЗ ЭНДЕМИЗМА ОРХИДНЫХ (*ORCHIDACEAE*) И ФИТОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ДЕЛЕНИЕ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ПОЛУОСТРОВА ИНДОКИТАЙ

L. V. AVERYANOV. ANALYSIS OF ORCHID ENDEMISM (*ORCHIDACEAE*) AND PHYTOGEOGRAPHIC DIVISION OF THE EASTERN PART OF INDOCHINA PENINSULA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 09.02.2005

Восточный Индокитай является богатым центром разнообразия и эндемизма орхидных. На основании анализа современных данных по биогеографии и изучения распространения эндемичных видов орхидных эта территория разделяется на 6 хорошо очерченных областей, которые принимаются в ранге флористических провинций. Это Сикано-Юньнаньская, Южно-Китайская, Северо-Индокитайская, Центрально-Аннамская, Южно-Аннамская и Южно-Индокитайская флористические провинции. Для всех них характерен высокий уровень собственного узкого эндемизма, который (в части семейства орхидных) составляет 10.3 (Сикано-Юньнаньская), 15.8 (Южно-Китайская), 8.3 (Северо-Индокитайская), 7.7 (Центрально-Аннамская), 12.3 (Южно-Аннамская) и 8.8 % (Южно-Индокитайская провинция). Наивысший уровень эндемизма и разнообразия орхидных восточной части Индокитая связан с первичными хвойными и смешанными лесами, развивающимися на вершинах скалистых останцовых известняковых гор, широко распространенных на территории Южно-Китайской и Северо-Индокитайской флористических провинций. Эти леса являются местом обитания большого числа узкоэндемичных видов из таких родов, как *Aerides*, *Anoectochilus*, *Bulbophyllum*, *Calanthe*, *Coelogyne*, *Cymbidium*, *Dendrobium*, *Eria*, *Holcoglossum*, *Liparis*, *Paphiopedilum*, *Renanthera* и *Vanda*. Многие из них представляют большой интерес для работ по созданию новейших декоративных гибридов, пользующихся значительным спросом. Многие недавно открытые орхидные, такие как *Dendrobium trantuanii*, *Holcoglossum lingulatum*, *H. wangii*, *Paphiopedilum* × *aspersum*, *P. barbigerum* var. *lockianum*, *P. hangianum*, *P. helenae*, *P. henryanum*, *P.* × *herrmannii*, *P. malipoense* var. *hiepii* и var. *jackii*, *P. tranlienianum*, *P. vietnamense*, *Renanthera citrina* и *R. vietnamensis* относятся к таким растениям. Большинство эндемичных орхидных восточной части Индокитая обладает специфическими экологическими требованиями, крайне ограниченным распространением и в настоящее время близки в своих естественных местах обитания к полному вымиранию.

Ключевые слова: *Orchidaceae*, Индокитай, эндемизм, география растений.

Современные ботанические исследования восточной части п-ова Индокитай, охватывающей юг Китая, Вьетнам, а также восток Лаоса и Камбоджи, обрисовали этот регион как исключительно богатый центр ботанического разнообразия и эндемизма (Averyanov et al., 2003a, b). Этот факт в наиболее яркой форме подтверждается анализом таксономического разнообразия и распространения видов и родов орхидных (*Orchidaceae*), населяющих эту территорию (Averyanov, Averyanova, 2003).

Локальные флоры и типы растительности восточной части п-ова Индокитай очень разнообразны и различны по своей структуре и составу. Муссонные тропические леса (в различных модификациях) являются наиболее обычным и характерным типом растительности на всей рассматриваемой территории. В высокогорьях они представлены влажными высоко сомкнутыми широколиственными, смешанными и хвойными лесами. В низкогорьях и на небольших высотах выровненных долин с более сухим климатом горные леса сменяются полулистопадными, листопадными лесами и саванновыми редколесьями. На засушливых территориях приморских равнин и полупустынных предгорий с очень кратким влажным периодом такие редколесья образуют кустарниковые типы растительности, которые обычно представляют густые непроходимые заросли склерофитных кустарников. Сообщества влаголюбивых злаков и осоковых, а также мангровые заросли образуют характерный ландшафтный элемент выровненных заболоченных приморских равнин. Особенно широко они представлены в дельтах крупных рек. Упрощенная схематичная карта растительности Вьетнама с отмеченными 8 главнейшими наиболее характерными типами растительности представлена на рис. 1.

Согласно современному фитогеографическому делению, территория восточной части п-ова Индокитай разделяется на 6 хорошо очерченных флористических районов, понимаемых в ранге флористических провинций (Averyanov et al., 2003a, b). Это Сикано-Юньнаньская, Южно-Китайская, Северо-Индокитайская, Центрально-Аннамская, Южно-Аннамская и Южно-Индокитайская флористические провинции (рис. 1).

Одна из них (Сикано-Юньнаньская провинция) представляет крайний южный анклав Голарктического флористического царства, а остальные, согласно общепринятой флористической классификации мира (Takhtajan, 1986), принадлежат к Индокитайской области Индо-Малезийского подцарства Палеотропического флористического царства. А. Л. Тахтаджян (Takhtajan, 1986) характеризует Индо-Малезийское подцарство как фитохорион, имеющий исключительно высокий уровень эндемизма, включающий 16 эндемичных семейств сосудистых растений и огромное число эндемичных родов и видов. Он также отмечает, что никакой другой флористический регион мира не включает такого большого числа разнообразных архаичных форм цветковых растений. Обширные полевые исследования орхидных, проведенные на территории восточной части п-ова Индокитай (преимущественно во Вьетнаме), убедительно подтверждают и детализируют границы флористических единиц, предложенных этим автором. Современные исследования также позволяют характеризовать эти единицы как яркие и хорошо очерченные центры разнообразия и локального эндемизма представителей семейства орхидных. Далее в работе приводится краткое описание всех флористических провинций, принимаемых на территории восточной части п-ова Индокитай, включающее сведения по географии, геологии, климату, растительности и флоре орхидных.

Сикано-Юньнаньская флористическая провинция

Большинством флористов Сикано-Юньнаньская провинция определяется как область, охватывающая значительную часть запада провинции Сычуань, Юньнаньское плато, высокогорья северо-востока Мьянмы, северного Лаоса и северо-запада Вьетнама (рис. 1). Эта флористическая провинция включает обширные горные области, которые в общегеографическом плане представляют юго-юго-восточное продолжение горных систем, ассоциированных с Гималаями. Их южная часть проникает на территорию восточного Индокитая в виде мощных хребтов, которые простираются с северо-запада в юго-восточном направлении. Эти обширные высокогорные территории с доминирующими высотами 1500—2000 м над ур. м. формируют хорошо очерченный район на севере Индокитая.

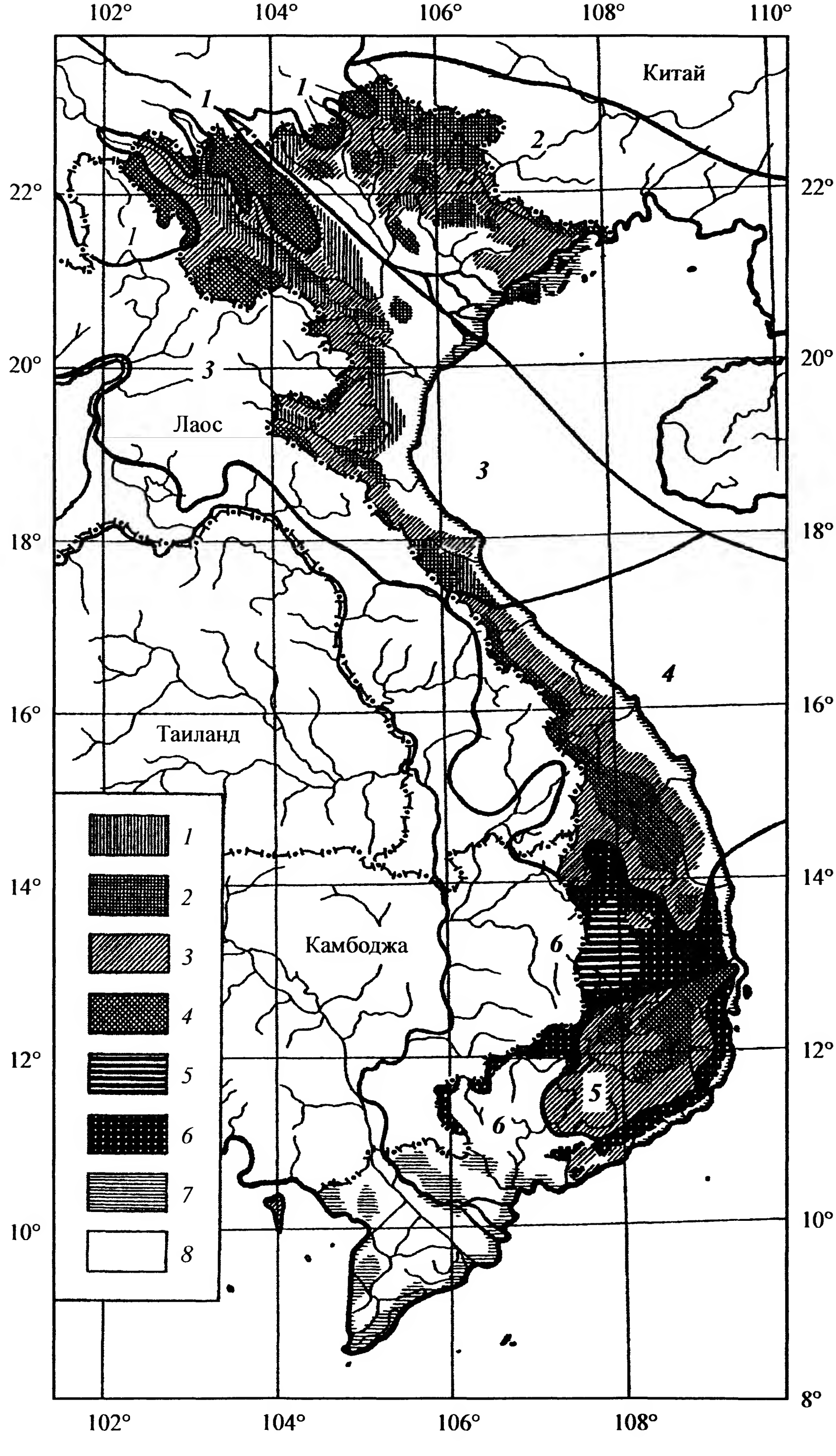


Рис. 1.

Типы растительности (отмечены различной штриховкой): *1* — вечнозеленые широколиственные равнинные леса на известняковых почвах; *2* — вечнозеленые и полулистопадные широколиственные, смешанные и хвойные горные леса на скалистых известняках; *3* — вечнозеленые равнинные и низкогорные леса на силикатных породах на

Горные системы на этой территории формировались обширными интрузиями позднего палеозоя и мезозоя, и образованы широким спектром преимущественно силикатных пород, такими как граниты, гнейсы, риолиты и кварциты (Довжиков и др., 1965а, б). Мощные тектонические подвижки третичного времени вынесли эти горные территории до современных высот, и последующая современная эрозия сформировала характерный скалистый облик ландшафта этой области (Щеглова, 1957; Rundel, 1999).

Климат на всей территории флористической провинции определяется в современной климатологии Индокитая как тропический, ассоциированный с высокогорьями (Nguyen Khanh Van et al., 2000). Для этого типа климата характерны влажное теплое лето с обильными дождями и холодная зима с частыми туманами и длительными холодными моросящими дождями. Сухой период, приходящийся на зиму, здесь почти не выражен. Количество осадков обычно колеблется в пределах 2000—3500 мм, но в зависимости от особенностей орографии может достигать и бóльших значений. Средние летние температуры на территории Сикано-Юньнаньской флористической провинции лежат в пределах 16—20, а зимние 7—10 °С. Абсолютный минимум, отмеченный на высоте 2170 м над ур. м., составляет –5.7 °С. Мокрый снег, град и изморозь нередко наблюдаются наиболее холодными ночами зимних месяцев на высотах более 2000 м над ур. м.

Резко различные температурные режимы местообитаний, связанные с большими перепадами высот, приводят к выраженной зональной дифференциации растительности на территории Сикано-Юньнаньской флористической провинции. Вечнозеленые широколиственные и смешанные влажные сомкнутые субтропические горные леса являются доминирующим типом первичной растительности на этой территории. Большинство древесных пород, слагающих леса провинции, принадлежит к семействам, представители которых в значительной степени характерны для субтропических и даже умеренных флор Азии. Среди них такие семейства и роды, как *Aceraceae* (*Acer* L.), *Betulaceae* (*Alnus* Miller, *Betula* L.), *Buddlejaceae* (*Buddleja* L.), *Cornaceae* (*Cornus* L.), *Cupressaceae* (*Fokienia* A. Henry et H. Thomas), *Elaeocarpaceae* (*Elaeocarpus* L.), *Ericaceae* (*Rhododendron* L.), *Fagaceae* (*Castanea* Miller, *Fagus* L., *Quercus* L.), *Hamamelidaceae* (*Exbucklandia* R. W. Br., *Liquidambar* L., *Rhodoleia* Hook.), *Hippocastanaceae* (*Aesculus* L.), *Hydrangeaceae* (*Hydrangea* L.), *Juglandaceae (Platycarya* Siebold et Zucc.), *Lauraceae* (*Cinnamomum* Schaeffer, *Litsea* Lam.), *Magnoliaceae* (*Alcimandra* Dandy, *Liriodendron* L., *Manglietia* Blume, *Magnolia* L.), *Pinaceae* (*Abies* Miller, *Tsuga* (Antonie) Carriere), *Rosaceae* (*Sorbus* L.), *Schisandraceae* (*Kadsura* Juss., *Schisandra* Michaux), *Theaceae* (*Adinandra* Jack., *Anneslea* Wall., *Gordonia* Ellis, *Pyrenaria* Blume) и *Ulmaceae* (*Celtis* L., *Ulmus* L.). Мхи и лишайники доминируют в сообществах пышной эпифитной растительности, папоротники и орхидные также довольно обычны, хотя видовое разнообразие их сравнительно невелико.

Современными исследованиями установлено, что 15.3 % всех вьетнамских эндемиков (включая папоротникообразные, голосеменные и цветковые растения) встречаются на территории индокитайской части Сикано-Юньнаньской флористи-

---

высотах до 1000 м над ур. м.; *4* — вечнозеленые горные и высокогорные леса на силикатных породах на высотах 1000—3000 м над ур. м.; *5* — полулистопадные сухие равнинные и низкогорные леса; *6* — листопадные сухие равнинные и низкогорные леса и саванновые редколесья; *7* — кустарниковая приморская растительность, заболоченные низины и мангровые заросли; *8* — вторичные деградированные леса, сообщества сорняков, сельскохозяйственные угодья и лесопосадки. Флористические провинции (обведены жирной линией): *1* — Сикано-Юньнаньская, *2* — Южно-Китайская, *3* — Северо-Индокитайская, *4* — Центрально-Аннамская, *5* — Южно-Аннамская, *6* — Южно-Индокитайская.

ческой провинции. При этом локальный местный эндемизм флоры на видовом уровне оценивается здесь как составляющий около 5.7 % (Averyanov et al., 2003a, b).

117 видов и 46 родов орхидей известны к настоящему времени на территории индокитайской части Сикано-Юньнаньской флористической провинции (Averyanov, Averyanova, 2003, 2005). Среди них монотипный эндемический род *Hancockia* Rolfe и 12 узких эндемиков видового ранга (*Anoectochilus chapaensis* Gagnepain, *Bulbophyllum atrosanguineum* Aver., *Calanthe petelotiana* Gagnepain, *Cleisostoma chapaense* (Guillaumin) Garay, *Dendrobium alleizettii* Gagnepain, *D. chlorostylum* Gagnepain, *Eria simondii* Gagnepain, *Gastrodia taiensis* Tuyama, *Hancockia uniflora* Rolfe, *Holcoglossum lingulatum* (Aver.) Aver., *Liparis penduliflora* Szlach., *Peristylus chapaensis* (Gagnepain) Seidenf.).

Географические границы Сикано-Юньнаньской флористической провинции в восточной части п-ова Индокитай показаны на рис. 2, *I*. На этом рисунке также приведены диаграммы, показывающие удельный вес индокитайских орхидных во флоре провинции (рис. 2, *II*) и удельный вес эндемичных видов (узких эндемиков и видов, эндемичных для восточного Индокитая) во флоре орхидных провинции (рис. 2, *III*).

Необходимо отметить, что общая флора орхидных Сикано-Юньнаньской флористической провинции значительно богаче, чем ее рассматриваемая часть, лежащая в пределах Индокитая. Среди большого числа узко эндемичных видов, не заходящих в Индокитай, — такие высокодекоративные орхидеи, как *Paphiopedilum armeniacum* S. C. Chen et F. Y. Liu, *P. tigrinum* H. Koopowitz et N. Hasegawa и *P. wardii* Summerhayes. Многие из них являются облигатными кальцефильными растениями и встречаются на больших высотах, характерных для центральных областей провинции. Присутствие во флоре Сикано-Юньнаньской флористической провинции большого числа орхидных, имеющих широкое распространение в субтропической и умеренной Азии, подчеркивает голарктический (внетропический) характер флоры этой флористической провинции.

Южно-Китайская флористическая провинция

Территориально к Южно-Китайской флористической провинции относятся тропические области юго-восточного Китая, включая низкогорные и равнинные территории юго-востока провинции Юньнань, юго-запад и юг провинции Гуанси-Чжуанского автономного района, прибрежные районы провинции Гуандун (включая о-в Хайнань) и северо-восточная часть Вьетнама (рис. 1).

В геологическом отношении бóльшая часть этой территории представляет южную оконечность древнего единого кристаллического щита, известного под названием Южно-Китайской платформы, образованной высокометаморфизированными и глубоко эродированными морскими отложениями позднего палеозоя и раннего мезозоя (Довжиков и др., 1965; Rundel, 1999). Нередко такие отложения представляют собой плотные кристаллические мраморовидные известняки, вынесенные тектоническими поднятиями на различные высоты. Последующая глубокая вертикальная эрозия привела к образованию живописных пенепленов и целых систем останцовых скалистых хребтов и гор с почти вертикальными склонами, многочисленными обрывами и более или менее плоскими вершинами. Глубокие пещеры, карстовые воронки, озера и реки, исчезающие во время засушливого сезона, определяют яркую геоморфологическую специфику этой флористической провинции.

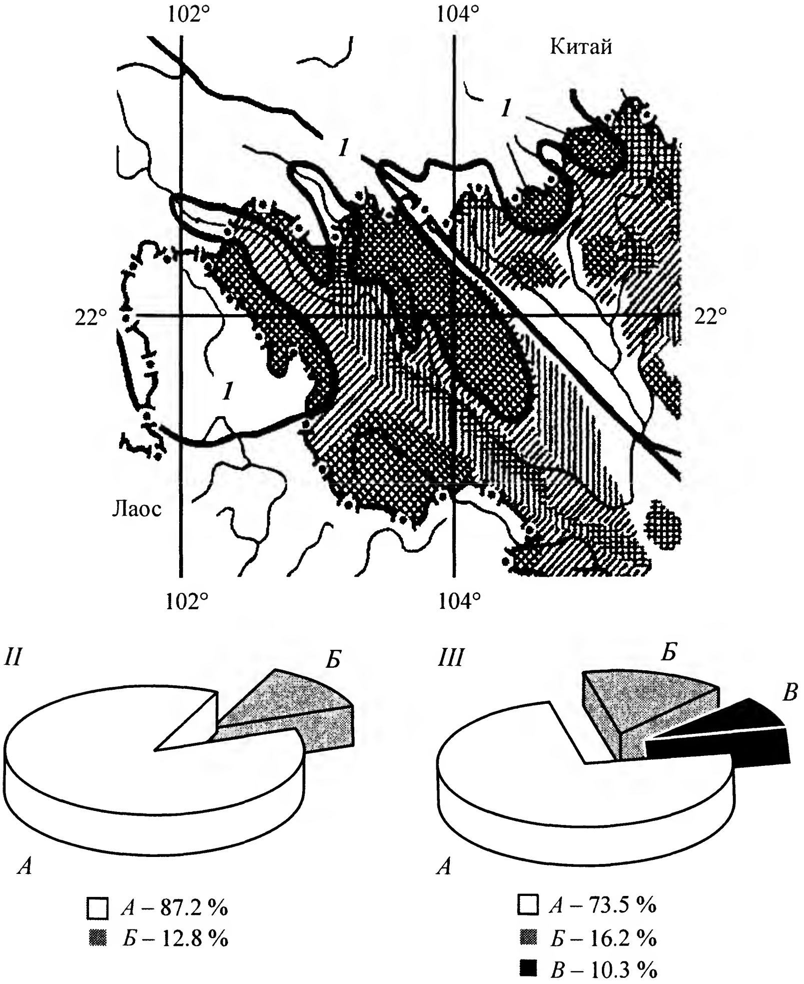


Рис. 2.

I — географические границы Сикано-Юньнаньской флористической провинции в пределах территории Индокитайского п-ова; *II* — удельный вес орхидных Сикано-Юньнаньской провинции (в пределах Индокитая) во флоре орхидных Индокитая: *А* + *Б* — флора орхидных Индокитая (914 видов, 100 %), *Б* — часть орхидных Индокитая, встречающихся на территории провинции (117 видов, 12.8 %); *III* — удельный вес узких провинциальных эндемиков и эндемиков Индокитая во флоре орхидных Сикано-Юньнаньской провинции: *А* + *Б* + *В* — флора орхидных провинции (117 видов, 100 %), *Б* + *В* — доля индокитайских эндемиков (31 вид, 26.5 %), *В* — доля узких провинциальных эндемиков (12 видов, 10.3 %).

Вечнозеленые широколиственные тропические леса наиболее типичны для низкогорий и равнинных областей Южно-Китайской флористической провинции. На вершинах скалистых известняковых гор их сменяют смешанные и хвойные леса, которые представляют наиболее характерный эндемичный тип растительности, исключительно богатый по таксономическому составу. Главными доминантами таких лесных формаций часто выступают редкие узко эндемичные и субэндемичные голосеменные, такие как *Amentotaxus argotaenia* Pilger, *A. hatuyenensis* N. T. Hiep, *A. yunnanensis* Li, *Calocedrus rupestris* Aver., H. T. Nguyen et L. K. Phan, *Cupressus torulosa* D. Don, *Fokienia hodginsii* (Dunn) A. Henry et H. Thomas, *Keteleeria davidiana* Beissn., *Nageia fleuryi* (Hickel) D. J. de Laubenfels, *N. wallichiana* Kuntze, *Pinus* *fenzeliana* Hand.-Mazz., *Podocarpus neriifolius* D. Don, *P. pilgeri* Foxworthy, *Pseudotsuga sinensis* Dode, *Taxus chinensis* Gord., *Tsuga chinensis* (Franch.) Diels и *Xanthocyparis vietnamensis* Farjon et Hiep. Орхидные в хвойных лесах такого типа достигают исключительного богатства и разнообразия.

Влажное жаркое лето с многочисленными проливными дождями и сухая зима составляют типичную особенность климата Южно-Китайской флористической провинции. Годовое количество осадков в большинстве районов здесь изменяется в пределах 1000—2500 мм. Средние летние температуры находятся в пределах 25—30 °C, а зимние в норме колеблются около 15—20 °C. Ночные температуры наиболее холодных зимних месяцев могут падать ниже 0 °C на высотах выше 900—1000 м над ур. м. (Nguyen Khanh Van et al., 2000). Холодные туманы с моросящими дождями характерны на территории провинции в марте—начале апреля. Этот хорошо выраженный климатический сезон часто упоминается в работах французских авторов под названием *крашен*. В наибольшей степени он выражен в приморских районах.

Флора Южно-Китайской флористической провинции очень богата и специфична. Примечательно высокий уровень эндемизма особенно характерен для флор известняковых реликтовых гор. Приблизительно 32.7 % индокитайских эндемиков (включая папоротникообразные, голосеменные и цветковые растения) встречается на территории индокитайской части флористической провинции. Среди них 11.6 % видов являются локальными эндемиками с исключительно узким распространением (Averyanov et al., 2003a, b).

Около 303 видов орхидных, относящихся к 88 родам, известны в настоящее время на территории Южно-Китайской флористической провинции (Averyanov, Averyanova, 2003, 2005). Среди них 49 узко эндемичных видов (*Anoectochilus calcareus* Aver., *A. tridentatus* Seidenf., *Bulbophyllum arcuatilabium* Aver., *B. longibrachiatum* Z. H. Tsi, *B. macraei* (Lindl.) Rchb. f., *Ceratostylis tonkinensis* (Gagnepain) Aver., *Cheirostylis bipunctata* Aver., *C. latipetala* Aver. et Averyanova, *C. marmorifolia* Aver., *C. thanmoiensis* (Gagnepain) Ormerod, *Cleisostoma melanorachis* Aver. et Averyanova, *C. subulifolium* Aver. et Averyanova, *Coelogyne lockii* Aver., *C. malipoensis* Z. H. Tsi, *Cymbidium floribundum* Lindl., *Dendrobium chittimae* Seidenf., *D. guangxiense* S. J. Cheng et C. Z. Tang, *Eria crassifolia* Aver., *E. foetida* Aver., *Gastrochilus minutiflorus* Aver., *Habenaria harderi* Aver. et Averyanova, *H. petelotii* Gagnepain, *H. praetermissa* Seidenf., *Hemipilia calophylla* Par. et Rchb. f., *H. discolor* Aver. et Averyanova, *Holcoglossum wangii* E. Christenson, *Liparis emarginata* Aver., *L. petraea* Aver. et Averyanova, *Luisia appressifolia* Aver., *Oberonia quadridentata* Aver., *Panisea yunnanesis* S. C. Chen et Z. H. Tsi, *Paphiopedilum barbigerum* var. *lockianum* Aver., *P. emesonii* H. Koopowitz et Cribb, *P. hangianum* Perner et Gruss, *P. helenae* Aver., *P. henryanum* Braem, *P. micranthum* Tang et F. T . Wang, *P. purpuratum* (Lindl.) Stein, *P. vietnamense* Gruss et Perner, *Phaius longicruris* Z. H. Tsi, *Pholidota missionariorum* Gagnepain, *Renanthera citrina* Aver., *R. vietnamensis* Aver. et R. Rice, *Rhomboda petelotii* (Gagnepain) Ormerod, *Tainia ruybarrettoi* (S. Y. Hu et Baretto) Aver., *Thrixspermum hiepii* Aver. et Averyanova, *Vanda fuscoviridis* Lindl.). Географические границы Южно-Китайской флористической провинции в восточной части п-ова Индокитай показаны на рис. 3, *I*. На этом рисунке также приведены диаграммы, показывающие удельный вес индокитайских орхидных во флоре провинции (рис. 3, *II*) и удельный вес эндемичных видов (узких эндемиков и видов, эндемичных для восточного Индокитая) во флоре орхидных провинции (рис. 3, *III*).

Южно-Китайская флористическая провинция является богатейшей областью мира по числу встречающихся здесь видов рода *Paphiopedilum* Pfitzer. Все эти ви-

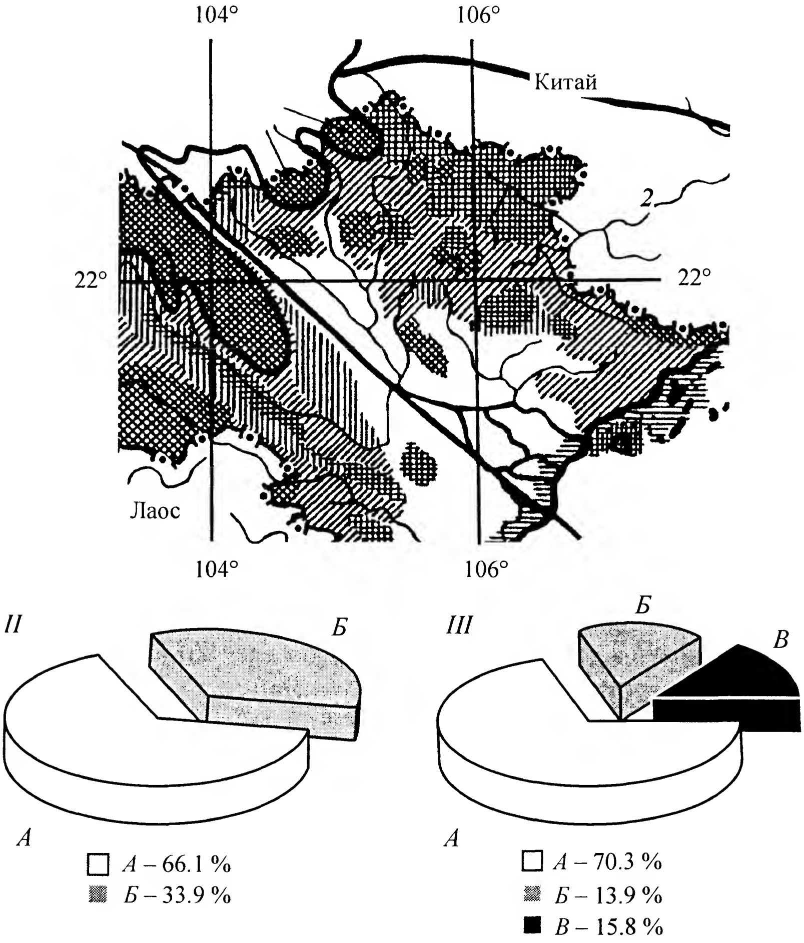


Рис. 3.

I — географические границы Южно-Китайской флористической провинции в пределах территории Индокитайского п-ова; *II* — удельный вес орхидных Южно-Китайской провинции (в пределах Индокитая) во флоре орхидных Индокитая: *А* + *Б* — флора орхидных Индокитая (914 видов, 100 %), *Б* — часть орхидных Индокитая, встречающихся на территории провинции (310 видов, 33.9 %); *III* — удельный вес узких провинциальных эндемиков и эндемиков Индокитая во флоре орхидных Южно-Китайской провинции: *А* + *Б* + *В* — флора орхидных провинции (310 видов, 100 %), *Б* + *В* — доля индокитайских эндемиков (92 вида, 29.7 %), *В* — доля узких провинциальных эндемиков (49 видов, 15.8 %).

ды (и их формы) имеют исключительно большое значение в декоративном цветоводстве. Большинство из них является эндемиками с крайне ограниченным ареалом. Такие таксоны и естественные гибриды, как *Paphiopedilum emersonii*, *P. hangianum*, *P.* × *herrmannii* Fuchs et Reisinger, *P. malipoense* S. C. Chen et Z. H. Tsi var. *hiepii* (Aver.) Cribb, *var. jackii* (H. S. Hua) Aver. и *P. vietnamense*, представляют яркий пример географически наиболее узкого эндемизма во флоре Юго-Восточной Азии. В настоящее время многие из этих растений в своих естественных обитаниях (часто не превышающих по площади 1—2 км^2) стоят на грани полного вымирания.

Северо-Индокитайская флористическая провинция

Северо-Индокитайская флористическая провинция включает бóльшую часть горных районов северного Лаоса и юго-западной части Северного Вьетнама (рис. 1). В своем большинстве горные системы этой территории являются южными отрогами Гималаев. Они образуют огромную слабоизученную горную страну, которая имеет сложную геологическую структуру и историю формирования. По большей части горы здесь сложены гранитами, гнейсами, риолитами, дацитами и другими родственными породами силикатной группы. В качестве материнских горных пород нередко отмечаются также глубокометаморфизированные осадочные породы, такие как различные типы сланцев и песчаников (Щеглова, 1957; Фридланд, 1961; Довжиков и др., 1965а; Rundel, 1999). Кроме этого, на территории провинции залегают мощные известняковые плато, протягивающиеся узкими лентами с северо-запада на юго-восток. В большинстве случаев известняковые отложения на территории провинции датируются поздним палеозоем и ранним мезозоем. Почти повсеместно они имеют глубокометаморфизированный характер, кристаллическую структуру и по плотности приближаются к мрамору. На большей части территории провинции известняковые плато (особенно в долинах рек и на приморских равнинах) разрушены карстовой эрозией. При этом они обычно расчленены на более или менее изолированные системы останцовых реликтовых гор, определяющих зрелищный скалистый ландшафт. Скалистые известняковые горы с многочисленными обрывами, уступами и вертикальными стенками определяют не только неповторимый внешний вид местности, но и создают исключительно специфические места обитания множества узких эндемиков. Глубокие долины рек часто разделяют многочисленные хребты и известняковые плато на параллельные более или менее изолированные горные цепи, что определяет древнюю топографическую изоляцию локальных флор и способствует их дивергенции. Это отчасти объясняет высокий уровень собственного эндемизма таких горных образований.

Климат на большей части территории Северо-Индокитайской флористической провинции мягкий и теплый со средними зимними температурами, лежащими между 15—20 °С (при отмечаемых минимальных значениях в 5—10 °С). Обычные летние температуры изменяются в пределах 25—30 °С (Nguyen Khanh Van et al., 2000). Среднегодовое количество осадков очень изменчиво в различных районах и обычно колеблется в пределах 1000—3000 мм. Дождливый период продолжается обычно с мая по ноябрь с хорошо выраженным засушливым периодом, длящимся в течение зимы и весны. В горах, на больших высотах, сухой сезон может быть выражен слабо. Количество осадков с высотой резко возрастает, а частые туманы и моросящие дожди почти постоянно создают высокую влажность горных лесов.

Тропические вечнозеленые широколиственные леса наиболее типичны и широко распространены на территории Северо-Индокитайской флористической провинции. Многие теплолюбивые представители таких семейств, как *Dipterocarpaceae* (*Hopea* Roxb.), *Fabaceae* (*Ormosia* Jackson), *Fagaceae* (*Castanopsis* (D. Don) Spach, *Lithocarpus* Blume, *Quercus*), *Lauraceae* (*Litsea*, *Phoebe* Nees), *Magnoliaceae* (*Magnolia*, *Michelia* L.), *Myrtaceae* (*Syzygium* Gaertner), *Sapotaceae* (*Madhuca* J. Gmelin) и *Ulmaceae* (*Gironniera* Gaudich.), а также разнообразные пальмы являются наиболее частыми доминантами первого яруса первичных лесов, развивающихся на силикатных почвах. В более влажных условиях гор на высотах 1000—2000 м главными доминантами леса часто становятся голосеменные. Они в некоторых случаях образуют почти чистые древостои хвойных лесов из таких видов, как *Amentotaxus argotaenia*, *Calocedrus macrolepis* Kurz, *Cephalotaxus mannii* Hook. f., *Cunninghamia konishii* Hayata, *Dacrycarpus imbricatus* (Blume) de Laubenf., *Dacrydium elatum* Wall., *Fokienia hodginsii*, *Keteleeria evelyniana* Mast., *Nageia fleuryi*, *N. wallichiana*, *Podocarpus neriifolius*, *P. pilgeri* и *Taxus chinensis*.

В первичных лесах скалистых известняковых гор и хребтов наиболее важными древесными доминантами выступают представители таких семейств, как *Anacardiaceae* (*Dracontomelon duperreanum* Pierre, *Allospondias lakonensis* Stapf.), *Annonaceae* (*Polyalthia* Blume), *Apocynaceae* (*Alstonia* R. Br.), *Burseracea* (*Garuga* Roxb.), *Clusiaceae* (*Calophyllum* L., *Garcinia* L.), *Combretaceae* (*Anogeissus acuminata* Wall.), *Ebenaceae* (*Diospyros* L.), *Euphorbiaceae* (*Antidesma* L., *Deutzianthus tonkinensis* Gagnepain), *Fabaceae* (*Millettia ichtyochtona* Bureau et Franch.), *Lauraceae* (*Cinnamomum*, *Cryptocarya* R. Br.), *Meliaceae* (*Aglaia* Lour.), *Moraceae* (*Ficus* L., *Streblus macrophyllus* Blume), *Myristicaceae* (*Horsfieldia* Willd.), *Myrtaceae* (*Syzygium*), *Sapindaceae* (*Dimocarpus longan* Lour., *Pometia pinnata* Forst.), *Sterculiaceae* (*Heritiera macrophylla* Voigt, *Sterculia* L., *Pterospermum* Schreber), *Theaceae* (*Camellia* L.), *Tiliaceae* (*Burretiodendron hsienmu* Chun et How) и *Verbenaceae* (*Vitex* L.). Из голосеменных, встречающихся на известняках на сравнительно больших высотах в лесах Северо-Индокитайской флористической провинции, наиболее часто встречаются *Calocedrus rupestris*, *Dacrycarpus imbricatus*, *Dacrydium elatum*, *Nageia wallichiana*, *Pinus fenzeliana*, *Podocarpus neriifolius* и *Taxus chinensis*. Мхи, папоротники и орхидные в лесах скалистых известняков достигают большого обилия и исключительного разнообразия. Они образуют пышные, очень богатые сообщества наскальной и эпифитной растительности, покрывающей субстрат сплошным плотным покровом.

Около 28.5 % видов растений, эндемичных для восточной части Индокитайского п-ова, встречаются на территории Северо-Индокитайской провинции, при этом 8.6 % видов являются узкими эндемиками этой провинции (Averyanov et al., 2003a, b).

Около 206 видов орхидных из 77 родов приводятся для территории провинции (Averyanov, Averyanova, 2003, 2005). 2 монотипных рода (*Vietorchis* Aver. et Averyanova и *Zeuxinella* Aver.) и 17 видов (*Bulbophyllum lockii* Aver. et Averyanova, *B. seidenfadenii* Kerr, *B. violaceolabellum* Seidenf., *Cephalanthera exigua* Seidenf., *Dendrobium filicaule* Gagnepain, *D. trantuanii* Perner et X. N. Dang, *Didymoplexis vietnamica* Ormerod, *Eria porteri* Seidenf. et Kerr, *Gastrodia tonkinensis* Aver. et Averyanova, *Hamularia puluongensis* Aver. et Averyanova, *Holcoglossum saprophyticum* (Gagnepain) E. Christenson, *Liparis anatina* Szlach., *L. brunneolobulata* Kerr, *L. tripartita* Aver. et Averyanova, *Oberonia delacourii* Gagnepain, *Vietorchis aurea* Aver. et Averyanova, *Zeuxinella vietnamica* (Aver.) Aver.) являются узкими эндемиками этой области.

Географические границы Северо-Индокитайской флористической провинции в восточной части п-ова Индокитай показаны на рис. 4, *I*. На этом рисунке также приведены диаграммы, показывающие удельный вес индокитайских орхидных во флоре провинции (рис. 4, *II*) и удельный вес эндемичных видов (узких эндемиков и видов, эндемичных для восточного Индокитая) во флоре орхидных провинции (рис. 4, *III*).

Из узких эндемиков, имеющих первостепенное значение для декоративного цветоводства на территории провинции, недавно найдены *Paphiopedilum* × *aspersum* Aver. (стабилизировавшийся естественный гибрид *P. barbigerum* var. *lockianum* и *P. henryanum*) и *P. barbigerum* var. *lockianum*. Другой редкий субэндемичный

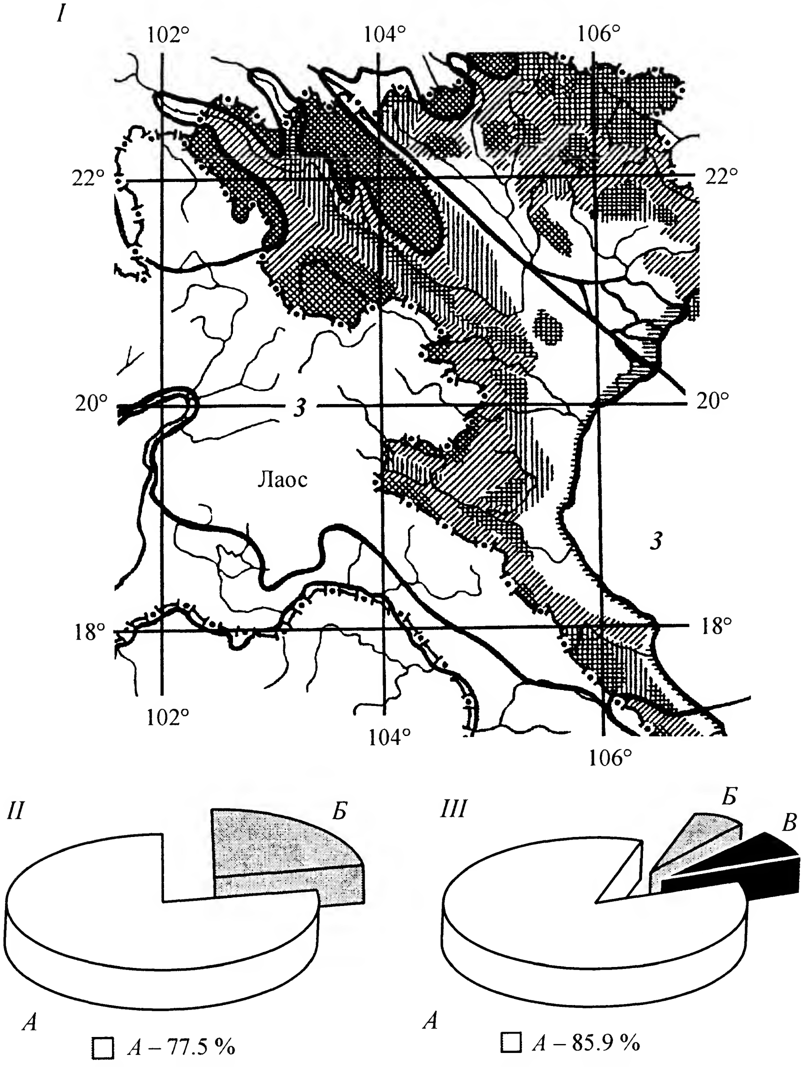


Рис. 4.

I – географические границы Северо-Индокитайской флористической провинции в пределах территории Индокитайского п-ова; *II* — удельный вес орхидных Северо-Индокитайской провинции (в пределах Индокитая) во флоре орхидных Индокитая: *А* + *Б* — флора орхидных Индокитая (914 видов, 100 %), *Б* — часть орхидных Индокитая, встречающихся на территории провинции (206 видов, 22.5 %); *III* — удельный вес узких провинциальных эндемиков и эндемиков Индокитая во флоре орхидных Северо-Индокитайской провинции: *А* + *Б* + *В* — флора орхидных провинции (206 видов, 100 %), *Б* + *В* — доля индокитайских эндемиков (30 видов, 14.6 %), *В* — доля узких провинциальных эндемиков (17 видов, 8.3 %).

вид *Paphiopedilum dianthum* T. Tang et F. T. Wang до настоящего времени встречается в труднодоступных районах провинции в изобилии, образуя крупные колонии. Отдельные области Северо-Индокитайской флористической провинции остаются почти неисследованными. Их ботаническое изучение, без всякого сомнения, приведет к открытию новых видов растений. Это особенно касается удаленных районов, лежащих на крайнем северо-западе провинции.

Центрально-Аннамская флористическая провинция

Географически Центрально-Аннамская флористическая провинция охватывает горные районы центрального Вьетнама и восточного Лаоса, ассоциированные с Аннамскими Кордильерами, называемыми в современной картографии хр. Чонг Шон (рис. 1). В широком смысле этот хребет, тянущийся с севера на юг вдоль Вьетнамско-Лаосской границы, является южным отрогом горных систем, связанных с Гималаями. Горные области провинции лежат на древнейшей кристаллической платформе докембрийских гнейсов, на большей своей площади перекрытой осадочными метаморфизированными отложениями, чаще всего глинами, сланцами и кварцитовыми песчаниками. Кристаллическая платформа на протяжении длительной геологической истории региона была рассечена орогенетическими движениями на ряд крупных блоков, приподнятых на различные высоты и формирующих современные плато. На их основе располагается ряд более молодых горных образований, сформированных в большинстве случаев мощными гранитными интрузиями, относимых к позднему мезозою.

Муссонный тропический климат с теплой зимой и дождевым сезоном, сдвинутым на осенне-зимнее время, характерен для большей части территории Центрально-Аннамской флористической провинции. Средние зимние температуры здесь лежат в пределах 19—24 °С, а средние летние температуры достигают 27—30 °С. Максимум выпадения осадков приходится обычно на сентябрь—ноябрь, при среднегодовой норме около 2000—3000 мм (Nguyen Khanh Van et al., 2000). Количество осадков резко возрастает с увеличением высоты, особенно на восточных склонах главного хребта, и может достигать в горных районах норм, превышающих 4000 мм. Области высокогорий с вершинами более 2000 м над ур. м. характеризуются влажным прохладным тропическим климатом, ассоциированным с высокогорьями. Температуры наиболее холодных зимних дней на высотах 1600—1800 м могут опускаться ниже 0 °С, а на больших высотах кратковременно выпадает мокрый снег. Дневные зимние температуры на таких высотах обычно изменяются в пределах 14—18 °С. Густые туманы и длительные моросящие дожди наблюдаются здесь постоянно. На протяжении всего года они создают исключительно высокий уровень влажности и увеличивают годовую норму осадков до 6000—7000 мм.

Тропические сомкнутые широколиственные и смешанные леса являются характерным типом первичной растительности в низкогорьях Центрально-Аннамской флористической провинции. Эти леса образованы в большинстве случаев теплолюбивыми и влаголюбивыми типично тропическими видами таких семейств, как *Anacardiaceae*, *Fabaceae*, *Euphorbiaceae*, *Meliaceae*, *Moraceae*, *Sapindaceae* и *Sterculiaceae*. В более сухих условиях и на более бедных песчанистых почвах они нередко замещаются смешанными и хвойными лесами с доминированием таких хвойных пород, как *Dacrycarpus imbricatus*, *Dacrydium elatum*, *Keteleeria evelyniana*, *Pinus kesiya* Engelm. и *P. merkusii* Jungh. et de Vriese.

Горные и высокогорные леса Центрально-Аннамской флористической провинции простираются на высотах 1500 м над ур. м. и выше. Из-за прохладного климата многие истинно тропические древесные породы здесь утрачивают свои позиции. Доминирование в первом ярусе переходит к видам таких семейств, как *Aceraceae* (*Acer*), *Betulaceae* (*Betula alnoides* Buch.-Ham.), *Elaeocarpaceae* (*Elaeocarpus*), *Ericaceae* (*Rhododendron*), *Fagaceae* (*Castanopsis*, *Quercus langbianensis* Hickel et A. Camus, *Q. macrocalyx* Hickel et A. Camus, *Lithocarpus vidalianus* A. Camus), *Hamamelidaceae* (*Exbucklandia populnea* (Griff.) R. W. Brown, *E. tonkinensis* (Lecomte)

H. T. Chang, *Rhodoleia championi* Hook.), *Juglandaceae* (*Engelhardia spicata* Blume), *Lauraceae* (*Cinnamomum cassia* Blume, *Cinnamomum* sp., *Cryptocarya*, *Litsea*, *Neolitsea cambodiana* Lecomte, *Neolitsea* sp., *Phoebe lanceolata* Nees, *P. paniculata* Nees), *Magnoliaceae* (*Magnolia*, *Manglietia*, *Michelia foveolata* Dandy), *Nyssaceae* (*Diplopanax vietnamensis* Aver. et T. H. Nguyen), *Rosaceae* (*Sorbus corymbifera* (Miq.) N. T. Hiep et G. P. Yakovlev, *S. wattii* Koehne) и *Theaceae* (*Ternstroemia kwangtungensis* Merrill). В качестве эмергентов, возвышающихся над первым ярусом горного леса, можно встретить гигантские экземпляры хвойных — *Pinus dalatensis* Ferre и *Fokienia hodginsii*, достигающих более 2 м толщ. и 40—45 м выс. Их огромные кроны являются типичным местом обитания многих редких эпифитных орхидных, таких как *Bulbophyllum hymenantum* Hook. f., *B. ngoclinhensis* Aver., *Dendrobium christyanum* Rchb. f. и *D. wattii* (Hook. f.) Rchb. f. Все типы лесов Центрально-Аннамской флористической провинции очень богаты орхидными.

Флора Центрально-Аннамской флористической провинции включает большое число эндемичных видов. По имеющимся данным, около 28.4 % всех Индокитайских эндемиков встречается на ее территории, при этом 10.8 % эндемиков являются узкими локальными эндемиками этой провинции (Averyanov et al., 2003a, b).

Около 339 видов, относящихся к 99 родам орхидных, известны в настоящее время на территории Центрально-Аннамской флористической провинции (Averyanov, Averyanova, 2003, 2005). Среди них 26 видов (*Aphyllorchis annamensis* Aver., *Bulbophyllum averyanovii* Seidenf., *B. furcatum* Aver., *B. hiepii* Aver., *B. ngoclinhensis*, *B. orientale* Seidenf., *Cheirostylis filipetala* Aver., *Cleisostoma equestre* Seidenf., *Cymbidium banaense* Gagnepain, *C. wilsonii* (Cook) Rolfe, *Dendrobium amabile* (Lour.) O'Brien, *D. ochraceum* De Wild., *D. oxyphyllum* Gagnepain, *Epipactis atromarginata* Seidenf., *Eria carunculosa* (Gagnepain) Aver., *E. chlorantha* Aver. et Averyanova, *Gastrochilus simplicilabius* Aver., *Odontochilus echinatus* Aver. et Averyanova, *O. acalcaratus* (Aver.) Ormerod, *O. umbrosus* (Aver.) Ormerod, *Pleione vietnamensis* Aver. et Cribb, *Taeniophyllum fasciculatum* Aver., *Thrixspermum poilanei* (Gagnepain) Tang et F. T. Wang, *T. stelidioides* Aver. et Averyanova, *Trias nummularia* Aver. et Averyanova и *Vanilla pierrei* Gagnepain) являются узкими эндемиками, не выходящими в своем распространении за пределы провинции.

Географические границы Центрально-Аннамской флористической провинции показаны на рис. 5, *I*. На этом рисунке также приведены диаграммы, показывающие удельный вес индокитайских орхидных во флоре провинции (рис. 5, *II*) и удельный вес эндемичных видов (узких эндемиков и видов, эндемичных для восточного Индокитая) во флоре орхидных провинции (рис. 5, *III*).

Центрально-Аннамская флористическая провинция является основной областью распространения и центром разнообразия таких декоративных орхидных, как *Paphiopedilum appletonianum* (Gower) Rolfe, *P. callosum* (Rchb. f.) Stein и *P. villosum* (Lindl.) Stein. Все они обитатели относительно кислых субстратов, развивающихся на силикатных материнских породах (чаще всего это граниты и гнейсы). *Paphiopedilum appletonianum* на территории провинции проявляет широкий полиморфизм в отношении формы листочков околоцветника, их окраски и строения стаминодия. Верхушки боковых лепестков и край губы в ряде популяций приобретают специфическую зубчатость. Высокая изменчивость создает видимость таксономической дифференциации вида и служит основой для выделения множества таксонов неясного ранга (известных, в частности, под названиями *P. cerveranum* Braem и *P. tridentatum* S. C. Chen, Z. J. Liu et J. Y. Zhang). Эндемичная форма *P. appletonianum* с двуцветковым соцветием, найденная недавно на территории провинции (Averyanov et al., 2003a, b), имеет большие перспективы в рабо-

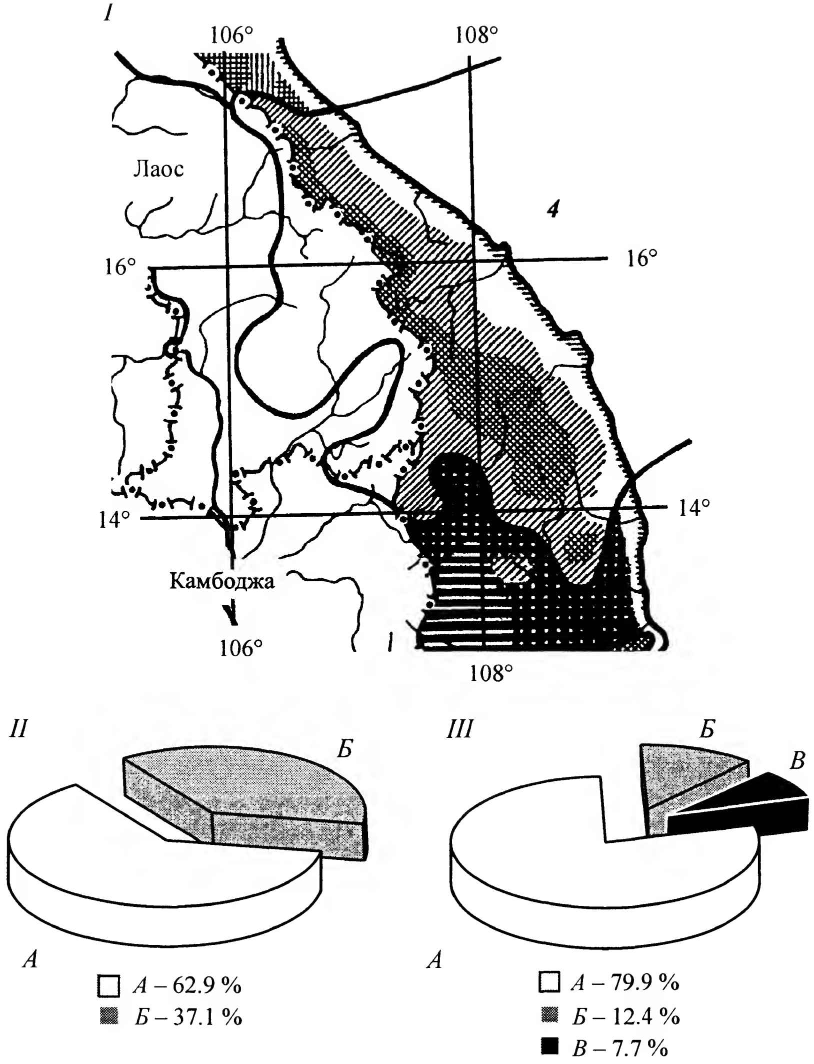


Рис. 5.

I — географические границы Центрально-Аннамской флористической провинции; *II* — удельный вес орхидных Центрально-Аннамской провинции (в пределах Индокитая) во флоре орхидных Индокитая: *А* + *Б* — флора орхидных Индокитая (914 видов, 100 %), *Б* — часть орхидных Индокитая, встречающихся на территории провинции (339 видов, 37.1 %); *III* — удельный вес узких провинциальных эндемиков и эндемиков Индокитая во флоре орхидных Центрально-Аннамской провинции: *А* + *Б* + *В* — флора орхидных провинции (339 видов, 100 %), *Б* + *В* — доля индокитайских эндемиков (68 видов, 20.1 %), *В* — доля узких провинциальных эндемиков (26 видов, 7.7 %).

тах по созданию новейших сортов, имеющих большой спрос на мировом рынке. Еще больший полиморфизм на территории провинции проявляет *Paphiopedilum villosum*, представленный на территории провинции 4 формами (*P. villosum* var. *annamense* Rolfe, var. *fusco-rosea* Aver., var. *fusco-viridis* Aver. и var. *villosum*), четко отличающимися окраской цветков и экологической приуроченностью. Две из них, открытые здесь недавно (*P. villosum* var. *fusco-rosea* и var. *fusco-viridis*), представляют узкий эндемизм центральных областей провинции (Averyanov, 2002b).

Южно-Аннамская флористическая провинция

Южная оконечность хр. Чонг Шон, проходящего с севера на юг вдоль восточной части Индокитайского п-ова, представлена орографически изолированной областью, включающей ряд приподнятых плато и небольших горных систем. Эта изолированная высокогорная область четко очерчивается ареалами многих видов растений, эндемичных для Южно-Аннамской флористической провинции. Границы их распространения наглядно определяют ее естественные границы. Сравнительно маленькая область провинции лежит полностью на территории Южного Вьетнама (рис. 1, *6*) и включает предгорные и горные территории, лежащие, как правило, выше 600—700 м над ур. м.

Высокие горные системы Южно-Аннамской флористической провинции (с отдельными вершинами, достигающими высот 2200—2400 м) базируются на фрагментах древней гнейсовой платформы, вынесенных в виде отдельных плато до высот 1500 м над ур. м. Горные образования сформированы мощными интрузиями, относимыми к раннему мезозою. Слагающие их материнские породы разнообразны и включают чаще всего комбинации гранитов, кварцитов, риолитов, андезитов и дацитов. Вместе с этим в разной степени метаморфизированные осадочные породы разного времени формирования встречаются также нередко, но чаще на меньших высотах. Обычно это глины, сланцы, глинистые сланцы и кварцитовые песчаники (Rundel, 1999). Все горные системы этой области обнаруживают отчетливые формы интенсивной современной эрозии и имеют выровненные плоские вершины.

Муссонный тропический климат с теплой зимой и летним дождевым периодом характерен для большинства районов Южно-Аннамской флористической провинции. Дожди здесь длятся с июня по сентябрь, а сухой сезон приходится на зимнее время. В то же время вдоль приморской полосы на востоке провинции дождевой сезон наступает позднее и длится с сентября по декабрь, с засушливым периодом, приходящимся на февраль—август. Эта область в современной климатологии характеризуется как район с муссонным климатом с теплой зимой и осенне-зимним дождевым сезоном (Nguyen Khanh Van et al., 2000).

Средний уровень годовых осадков на большей части территории провинции лежит в пределах 1500—3000 мм. Средние температуры находятся в прямой зависимости от высоты местности. На высотах 500—1000 м над ур. м. средние летние температуры лежат в пределах 23—25 °С, в то время как на высотах 1500 м они составляют 19—20 °С. Наблюдаемые зимние температуры на этих высотах составляют соответственно 19—23 и 16—18 °С. Еще более низкие температуры наблюдаются в условиях высокогорий. Зимние температуры здесь нередко падают ниже 10 °С с абсолютным минимумом на высоте 1500 м около 0 °С. Уровень годовых осадков в высокогорьях на больших высотах изменяется в очень широких пределах (в зависимости от высоты и орографии) и может достигать 5000 и даже 7000 мм (Nguyen Khanh Van, личное сообщение). Постоянная густая облачность, плотные туманы и моросящие дожди поддерживают очень высокую влажность местообитаний, не испытывающих фактически никакого влияния сухого периода, выраженного в долинах и низкогорьях.

Сомкнутые вечнозеленые горные широколиственные леса, смешанные сомкнутые леса с участием хвойных пород и сосновые открытые леса занимают большую часть Южно-Аннамской флористической провинции. Из них широколиственные леса представляют наиболее частый и обычный тип первичной растительности. Наиболее обычными доминантами первого яруса в таких лесах выступают виды таких семейств, как *Aceraceae* (*Acer flabellatum* Greene, *A. oblongum* DC.), *Bursera-*

ceae (*Canarium* L.), *Clusiaceae* (*Calophyllum thorelii* Pierre, *Garcinia*), *Dipterocarpaceae* (*Dipterocarpus hasseltii* Blume), *Elaeocarpaceae* (*Elaeocarpus*), *Fagaceae* (*Castanopsis*, *Lithocarpus*, *Quercus*), *Juglandaceae* (*Engelhardia* Blume), *Hamamelidaceae* (*Rhodoleia championii*, *Exbucklandia populnea*), *Lauraceae* (*Actinodaphne* Nees, *Cinnamomum*, *Lindera* Thunb., *Litsea*, *Machilus* Nees, *Neolitsea*, *Notaphoebe* Paxton, *Phoebe*), *Magnoliaceae* (*Magnolia*, *Manglietia*), *Moraceae* (*Ficus*), *Sapindaceae* (*Lepisanthes langbianensis* Gagnepain, *Xerospermum donnaiense* Gagnepain) и *Theaceae* (*Camellia*, *Gordonia*, *Pyrenaria*, *Schima* Blume). Виды голосеменных могут присутствовать в этих лесах как более или менее обычная примесь. Они могут быть представлены крупными деревьями первого яруса, относящимися к таким видам, как *Cephalotaxus mannii* (*Cephalotaxaceae*), *Dacrycarpus imbricatus*, *Dacrydium elatum*, *Nageia wallichiana*, *Podocarpus neriifolius* (*Podocarpaceae*) и *Taxus wallichiana* Zucc. (*Taxaceae*). Голосеменные и хвойные играют возрастающую роль в лесных сообществах на больших высотах, особенно вдоль хребтов и на горных вершинах, поднимающихся выше 1500 м над ур. м. Главными доминантами здесь нередко выступают *Fokienia hodginsii*, *Pinus dalatensis*, *P. krempfii* Lecomte и *P. wangii* Hu et Cheng. В условиях высокогорий эти деревья достигают высоты 45—50 м с диаметром ствола более 2 м и оцениваемым возрастом, приближающимся к 2000 лет. Смешанные и хвойные леса с участием эндемичных сосен (*Pinus dalatensis*, *P. krempfii*, *P. wangii*) образуют ряд уникальных типов первичных сообществ, эндемичных для Южно-Аннамской флористической провинции.

Открытые сосновые леса (отдаленно напоминающие сосновые боры умеренной Евразии) являются широко распространенным типом растительности в пределах Южно-Аннамской флористической провинции. Такие леса обычно развиваются на сухих деградированных почвах, формирующихся на гранитах или песчаниках. Они имеют широкое распространение в холмистых районах на высотах 1000—1800 м над ур. м. Хвойные леса формируются здесь 2 видами сосен — *Pinus kesiya* и *P. merkusii*, иногда с примесью *Keteleeria evelyniana*. Наземные эфемероидные и эпифитные орхидные обычны и очень разнообразны в лесах этого типа. Некоторые виды эпифитных орхидей способны поселяться на замшелых смолистых ветвях старых сосен. Однако большее число видов в огромном изобилии заселяет широколиственные деревья, случайно встречающиеся в открытых сосняках. Возможно, такое обилие орхидных на лиственных деревьях можно объяснить эффектом экологических островов (улавливающих семена орхидных, легко разносимые ветром в редкостойном лесу, но прорастающие только на подходящем субстрате). Другая группа орхидных, часто встречающаяся здесь, это эфемероидные виды. Все они образуют более или менее крупные клубни, позволяющие им переживать длительный засушливый сезон, хорошо выраженный в зоне сосновых лесов. Их листья развиваются во время дождей и во время засухи отмирают.

Довольно изолированная флора Южно-Аннамской флористической провинции включает многочисленные эндемичные дериваты теплолюбивых флор Индостана и Малезии, виды которых в значительной степени характерны для низкогорных и равнинных территорий юга Индокитайского п-ова (окружающих Южно-Аннамскую провинцию со всех сторон). Флорогенетически многие эндемичные виды провинции принадлежат к этой группе. Приблизительно 23.1 % видов, эндемичных для Индокитая, встречаются на территории Южно-Аннамской флористической провинции и около 9.9 % их числа являются узкими эндемиками этой провинции.

Флора орхидных Южно-Аннамской флористической провинции исключительно богата и имеет наивысший уровень разнообразия во всем изученном регионе. Около 506 видов орхидных, относящихся к 112 родам, приводятся в настоящее время для этой территории (Averyanov, Averyanova, 2003, 2005). Среди них 62 вида являются узкими эндемиками. Это такие виды, как *Aerides rubescens* (Rolfe) Schltr., *Amitostigma bidupense* (Aver.) Aver., *Arachnis annamensis* (Rolfe) J. J. Smith, *Burmannia sigaldii* Seidenf., *Bromheadia annamensis* Aver. et Averyanova, *Bulbophyllum boulbetii* Tixier, *B. fibratum* (Gagnep.) Seidenf., *B. poilanei* Gagnepain, *B. semiteretifolium* Gagnepain, *B. simondii* Gagnepain, *B. subebulbum* Gagnepain, *B. vietnamense* Seidenf., *Calanthe velutina* Ridl., *Ceratostylis evrardii* Gagnepain, *Cleisocentron klossii* (Ridl.) Garay, *Coelogyne filipeda* Gagnepain, *C. lawrenceana* Rolfe, *C. sanderae* Kraenzl., *Cymbidium erythrostylum* Rolfe., *C. sanderae* (Rolfe) Cribb. et Puy, *Dendrobium annamense* Rolfe, *D. caryaecolum* Guillaumin, *D. dalatense* Gagnepain, *D. hemimelanoglossum* Guillaumin, *D. khanhoaense* Aver., *D. langbianense* Gagnepain, *D. perulatum* Gagnepain, *D. pseudointricatum* Guillaumin, *Diglyphosa evrardii* (Gagnepain) Tang et F. T. Wang, *Doritis regnieriana* (Rchb. f.) Holttum, *Epigeneium annamense* (Guillaumin) Seidenf., *Eria lactiflora* Aver., *E. pulverulenta* Guillaumin, *Flickingeria stenoglossa* (Gagnepain) Seidenf., *F. vietnamensis* Seidenf., *Habenaria apetala* Gagnepain, *Liparis flava* (Aver.) Aver., *L. mamillata* Aver., *L. mantidopsis* Szlach., *L. nana* Rolfe, *L. piriformis* Szlach., *Listera latilabris* Gagnepain, *Malaxis finetii* (Gagnepain) Tang et F. T. Wang, *M. tixieri* Seidenf., *Oberonia acarus* Gagnepain, *O. dalatensis* Gagnepain, *Odontochilus poilanei* (Gagnepain) Ormerod, *O. saprophyticus* (Aver.) Ormerod, *Panisea albiflora* (Ridl.) Seidenf., *Paphiopedilum delenatii* Guillaumin, *Peristylus holttumianus* Aver., *Phalaenopsis chibae* Yukawa, *Pholidota pachyglossa* Aver., *Renanthera annamensis* Rolfe, *Rhynchogyna fallax* (Guillaumin) Seidenf., *Schoenorchis tixieri* (Guillaumin) Seidenf., *Taeniophyllum minimum* Guillaumin, *Thrixspermum fragrans* Ridl., *Trichotosia dalatensis* (Gagnepain) Seidenf., *Uncifera dalatensis* (Guillaumin) Seidenf. et Smitin. и *Vanda bidupensis* Aver. et E. Christenson.

Географические границы Южно-Аннамской флористической провинции показаны на рис. 6, *I*. На этом рисунке также приведены диаграммы, показывающие удельный вес индокитайских орхидных во флоре провинции (рис. 6, *II*) и удельный вес эндемичных видов (узких эндемиков и видов, эндемичных для восточного Индокитая) во флоре орхидных провинции (рис. 6, *III*).

Один из наиболее известных среди специалистов видов орхидных — *Paphiopedilum delenatii*, имеющий исключительное значение в цветоводстве при создании новых поколений гибридов, является узким эндемиком Южно-Аннамской флористической провинции. Этот вид населяет очень маленькую область на восточном склоне гор, лежащих вдоль северо-восточной границы провинции. Такое распространение характерно для многих узких эндемиков провинции, особенно из семейства орхидных. К узкоэндемичным растениям провинции примыкает крайне редкий естественный гибрид *P.* × *dalatense* Aver. (*Paphiopedilum callosum* × *P. villosum*), открытый в ходе недавних исследований флоры провинции (Averyanov, 2001).

Южно-Индокитайская флористическая провинция

Южно-Индокитайская флористическая провинция включает обширные равнинные и выровненные холмистые территории Южного Вьетнама и Камбоджи (рис. 1). Большая их часть лежит на жесткой кристаллической платформе докембрийского возраста, перекрытой значительными пластами более или менее высокометаморфизированных аллювиальных отложений, таких как глины, глинистые сланцы, сланцы и песчаники. Холмистые области нередко сложены древними песчаниками,

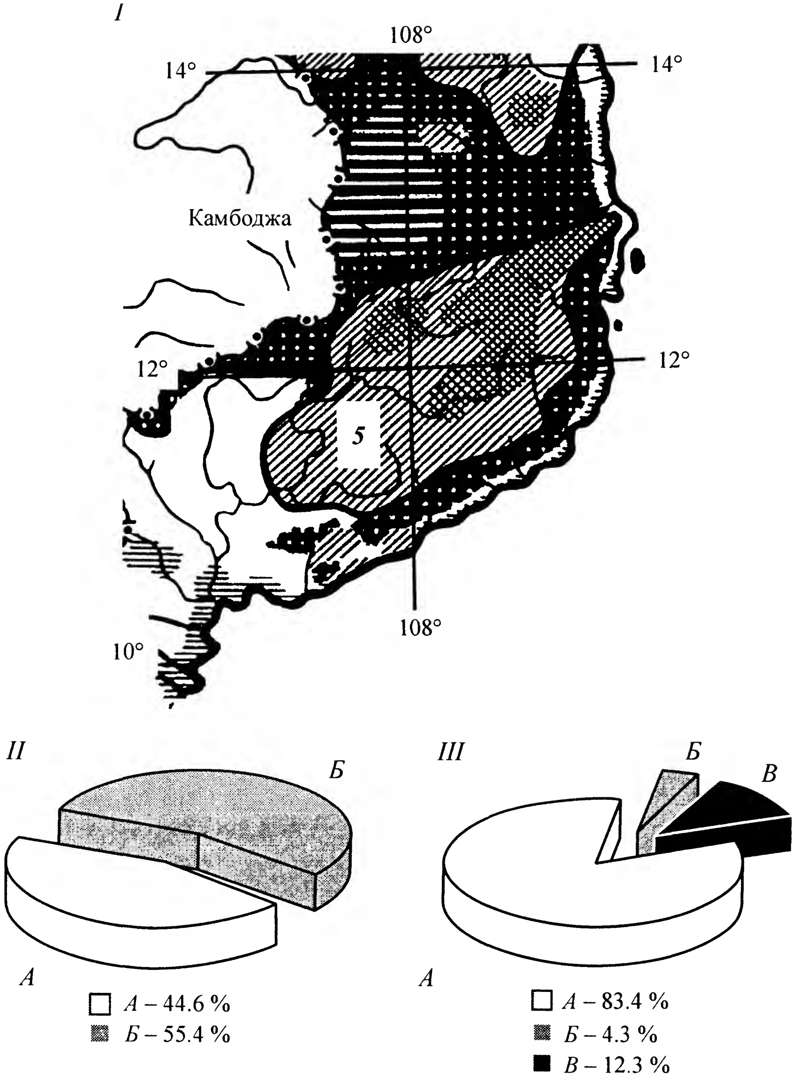


Рис. 6.

I — географические границы Южно-Аннамской флористической провинции; *II* — удельный вес орхидных Южно-Аннамской провинции (в пределах Индокитая) во флоре орхидных Индокитая: *А* + *Б* — флора орхидных Индокитая (914 видов, 100 %), *Б* — часть орхидных Индокитая, встречающихся на территории провинции (506 видов, 55.4 %); *III* — удельный вес узких провинциальных эндемиков и эндемиков Индокитая во флоре орхидных Южно-Аннамской провинции: *А* + *Б* + *В* — флора орхидных провинции (506 видов, 100 %); *Б* + *В* — доля индокитайских эндемиков (84 вида, 16.6 %), *В* — доля узких провинциальных эндемиков (62 вида, 12.3 %).

андезитами и базальтами. Четвертичные аллювиальные отложения также обычны и покрывают обширные территории, особенно в низинных приморских областях. Обширные территории провинции покрыты базальтовыми полями, на которых развиваются более богатые и плодородные почвы. Невысокие сильно эродированные горы этих территорий сложены гранитами и спрессованными метаморфизированными песчаниками (Rundel, 1999).

Муссонный субэкваториальный климат характерен для большей территории Южно-Индокитайской флористической провинции. Юго-западный муссон с середины апреля—мая по октябрь приносит на эти территории проливные дожди, в то время как сухой северо-восточный континентальный муссон определяет засушливый сезон с ноября по март. В прибрежных областях на крайнем востоке провинции дождевой сезон смещается на осень и начало зимы. Равнинные территории провинции получают в течение года около 1500—2000 мм осадков.

Наиболее сухие области Южно-Индокитайской провинции располагаются узкой полосой вдоль приморских равнин и низкогорий, расположенных на юге Вьетнама. Эти полупустынные области получают минимальное годовое количество осадков, известное для районов Юго-Восточной Азии. Годовое количество осадков в ряде пунктов здесь варьирует от 409 до 757 мм (Bruzon, Carton, 1930; Щеглова, 1957; Schmid, 1974). Засушливый сезон длится в этих полупустынных областях от 8 до 10 мес, с кратким относительно влажным периодом, наступающим между октябрем и декабрем. Количество осадков резко возрастает в приморских областях Сиамского залива, где средние показатели составляют 3000—5000 мм (Khuong Bun Luk, 1971; Tixier, 1979).

Средние месячные температуры на территории Южно-Индокитайской флористической провинции в летнее и зимнее время различаются незначительно и составляют в среднем 25 и 32 °C на протяжении всего года.

Светлые полулистопадные и листопадные леса, а также саванновые редколесья определяют общий характер наиболее типичной растительности Южно-Индокитайской флористической провинции. Листопадные представители диптерокарповых (*Dipterocarpaceae*) составляют важнейший и непременный элемент этих сообществ с обычным участием таких видов, как *Shorea siamensis* Miq., *S. obtusa* Wall., *Dipterocarpus obtusifolius* Miq. и *D. tuberculatus* Roxb. Другие часто доминирующие древесные породы ксерофитных лесов этого региона относятся к таким семействам, как *Anacardiaceae* (*Dracontomelon* Blume, *Swintonia* Griffith), *Apocynaceae* (*Alstonia*, *Wrightia* R. Br.), *Bignoniaceae* (*Stereospermum* Cham.), *Chrysobalanaceae* (*Parinari* Aublet), *Clusiaceae* (*Cratoxylum* Blume), *Combretaceae* (*Anogeissus* (DC.) Wallich, *Terminalia* L.), *Datiscaceae* (*Tetrameles nudiflora* R. Br.), *Dipterocarpaceae* (*Anisoptera* Korth., *Dipterocarpus* Gaertner, *Hopea* Roxb., *Shorea* Gaertner, *Vatica* L.), *Ebenaceae* (*Diospyros* L.), *Fabaceae* (*Afzelia* Sm., *Cassia* L., *Erythrina* L., *Peltophorum* (Vogel) Benth., *Pterocarpus* Jacq., *Sindora* Miq.), *Lauraceae* (*Cinnamomum*, *Litsea*, *Phoebe*), *Lythraceae* (*Lagerstroemia* L.), *Meliaceae* (*Aglaia*, *Amoora* Roxb., *Dysoxylum* Blume, *Sandoricum* Cav., *Toona* (Endl.) M. Roemer.), *Moraceae* (*Artocarpus* Forster et Forster f., *Ficus*), *Myrtaceae* (*Syzygium*), *Rubiaceae* (*Adina* Salisb.), *Sapindaceae* (*Pometia* Forster et Forster f., *Schleichera* Willd.), *Sapotaceae* (*Palaquium* Blanco), *Simaroubaceae* (*Irvingia malayana* Oliver), *Sterculiaceae* (*Heritiera* Dryander, *Pterospermum* Schreber, *Sterculia*), *Ulmaceae* (*Celtis*, *Holoptelea* Planchon) и *Verbenaceae* (*Vitex*). Леса такого типа часто содержат значительный процент эндемичных видов, состав которых изменяется в разных частях провинции. Многочисленные эпифитные орхидные очень обычны в полулистопадных и листопадных лесах. Они достигают максимального обилия в галерейных лесах, представляющих модификацию полулистопадных лесов, формирующихся вдоль долин крупных рек.

Флора Южно-Индокитайской флористической провинции очень богата, но остается слабо изученной. В значительной степени она образована видами, проявляющими связь с флорами Малезии и Индостана. В целом флора этого региона проявляет определенное родство с флорами северной Малезии и Индостана, представляя древний своеобразный дериват, происходящий от смешения этих флор. Уровень собственного эндемизма флоры Южно-Индокитайской флористической провинции оценивается как 5—10 % на видовом уровне, при этом считается, что не менее 26 % видов, встречающихся здесь, эндемичны для континентальной Юго-Восточной Азии (Dy Phon, 1970, 1982). По нашей оценке, около 25.8 % индокитайских эндемиков встречаются на территории провинции и около 16.9 % их числа являются узкими эндемиками этого фитохориона (Averyanov et al., 2003a, b).

Около 273 видов и 91 род орхидных приводятся для флоры Южно-Индокитайской флористической провинции (Averyanov, Averyanova, 2003, 2005). Среди них 24 вида являются узкими эндемиками этой территории. Это *Acanthephippium odoratum* Aver., *Ascocentrum christensonianum* Haager, *A. garayi* E. Christenson, *Brachycorythis laotica* (Gagnepain) Summerhayes, *B. thorelii* (Gagnepain) Summerhayes, *Bulbophyllum bariense* Gagnepain, *B. laoticum* Gagnepain, *B. sanguineopunctulatum* Seidenf. et Kerr, *Christensonia vietnamica* Haager, *Cleisostoma lendyanum* (Rchb. f.) Garay, *Dendrobium hamatum* Rolfe, *D. simondii* Gagnepain, *D. suzukii* Yukawa, *Eparmatostigma dives* (Rchb. f.) Garay, *Habenaria myriotricha* Gagnepain, *Liparis acutissima* Rchb. f., *L. kiriromensis* Tixier, *Neuwiedia annamensis* Gagnepain, *Oberonia trochopetala* Gagnepain, *Pecteilis cambodiana* (Gagnepain) Aver., *P. cochinchinensis* (Gagnepain) Aver., *Pelatantheria eakroensis* Haager, *Peristylus australis* (Gagnepain) T. Tang et F. T. Wang, *P. subaphyllus* (Gagnepain) Seidenf. и *Taeniophyllum daroussinii* Tixier et Guillaumin.

Географические границы Южно-Индокитайской флористической провинции в восточной части п-ова Индокитай показаны на рис. 7, *I*. На этом рисунке также приведены диаграммы, показывающие удельный вес индокитайских орхидных во флоре провинции (рис. 7, *II*) и удельный вес эндемичных видов (узких эндемиков и видов, эндемичных для восточного Индокитая) во флоре орхидных провинции (рис. 7, *III*).

Анализ всего доступного материала по распространению орхидных восточной части Индокитайского п-ова показывает, что наивысший уровень эндемизма наблюдается во флоре Южно-Китайской флористической провинции. Здесь встречаются 32.7 % эндемичных видов орхидных Индокитая, причем 11.6 % являются узкими эндемиками этой области. Из этих данных видно, что данная область представляет важнейший центр разнообразия и эндемизма орхидных Юго-Восточной Азии. Эта область является также важнейшим центром таксономического разнообразия и эндемизма рода *Paphiopedilum*, являясь наиболее вероятным центром происхождения этого рода.

Наибольшее богатство и наибольшее абсолютное число эндемичных видов характерны для Южно-Аннамской флористической провинции, где встречается около 506 видов, из которых 62 являются узкими эндемиками. Это богатейшая флора орхидных восточной части п-ова Индокитай, включающая почти 63 % всех известных здесь видов.

Флоры орхидных Северо-Индокитайской, Центрально-Аннамской и Южно-Индокитайской флористических провинций имеют тоже довольно высокий уровень эндемизма. Область с меньшим числом эндемичных видов — это часть Сикано-Юньнаньской флористической провинции (в границах Индокитая). Такой относительно низкий процент эндемичных видов легко объясняется небольшой площадью оцениваемой территории. При оценке абсолютного уровня эндемизма флоры всей провинции (большей частью лежащей за пределами Индокитая) уровень эндемизма будет значительно выше.

На основе географического анализа распространения орхидных можно определенно сказать, что абсолютное богатство флор принятых фитохорионов зависит не

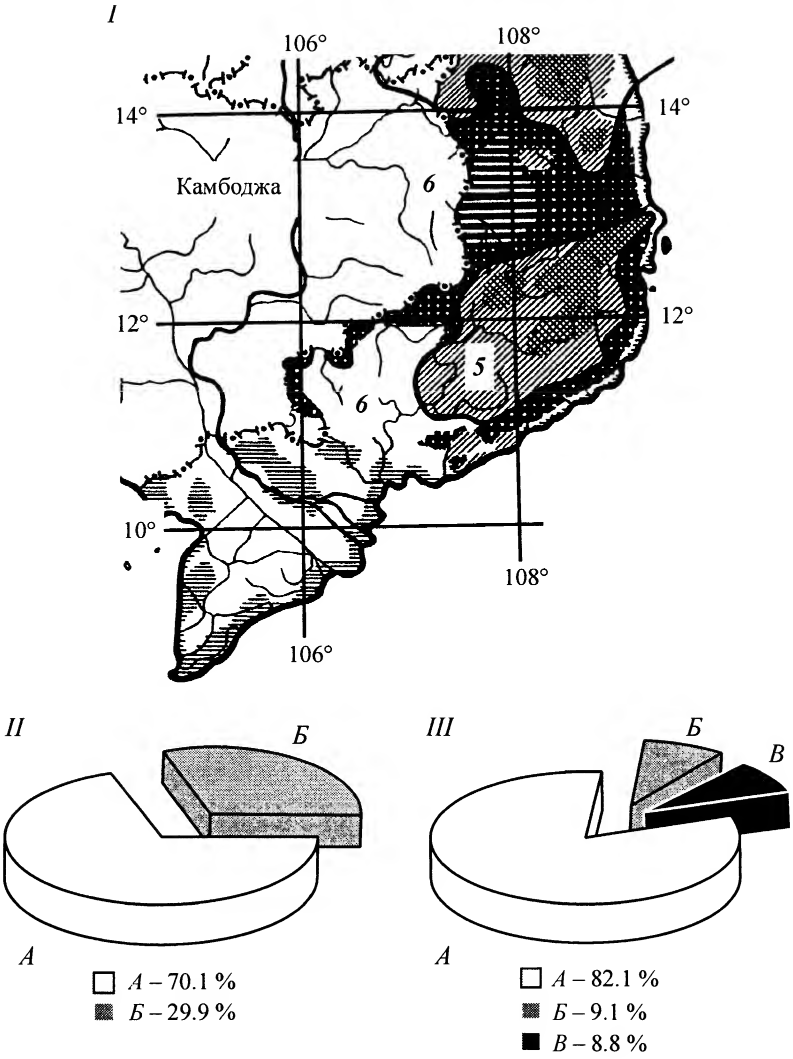


Рис. 7.

I — географические границы Южно-Индокитайской флористической провинции в пределах территории восточной части Индокитайского п-ова; *II* — удельный вес орхидных Южно-Индокитайской провинции (в пределах Индокитая) во флоре орхидных Индокитая: *А* + *Б* — флора орхидных Индокитая (914 видов, 100 %), *Б* — часть орхидных Индокитая, встречающихся на территории провинции (273 вида, 29.9 %); *III* — удельный вес узких провинциальных эндемиков и эндемиков Индокитая во флоре орхидных Южно-Индокитайской провинции: *А* + *Б* + *В* — флора орхидных провинции (273 вида, 100 %); *Б* + *В* — доля индокитайских эндемиков (49 видов, 17.9 %), *В* — доля узких провинциальных эндемиков (24 вида, 8.8 %).

только от разнообразия мест обитания и величины оцениваемой территории, но и от истории развития ландшафтов орогенетической изоляции, климатических условий и флорогенетических особенностей исторического формирования флор. Перечисленные факторы также оказывают влияние на уровень родства флор и флорогенетических связей между сравниваемыми территориями, хотя наибольшее значение обычно имеет расстояние между ними.

В целом все флористические провинции, принятые на территории восточной части п-ова Индокитай, характеризуются высоким уровнем эндемизма орхидных, что определяет их как богатейшие уникальные центры генетического разнообразия семейства. Уместно отметить, что орхидные во флорах Индокитая неизменно составляют более 10 % общего числа видов и достаточно репрезентативно представляют весь спектр географических элементов цветковых растений в данном регионе. В этом отношении полученные данные могут быть приложимы к оценке флор цветковых растений изученных районов (в их полном объеме).

Благодарности

Публикация обобщает результаты исследований, проведенных при финансовой поддержке следующих научных программ. U.S.A. National Geographic Society: «Flora of Highlands of the South Vietnam» (N 5094-93, 5803-96, 6383-98); «Limestone Flora of Cao Bang Province of northern Vietnam» (N 6300-98); «Botanical Inventory of Unexplored Areas in Viet Nam: The North» (N 6733-00); «Exploration of rocky limestone flora and vegetation in Bac Kan province, northern Vietnam» (N 7577-04); U.S.A. National Science Foundation: «Collaborative Research: A Multi-Taxa Inventory of Threatened Conservation areas in Viet Nam» (N DEB-9870231); 100 % Fund Fauna & Flora International: «The distribution of Paphiopedilum vietnamense and its current status in the wild» (year 2000, no number); FFI-Vietnam Program in association with Ministry of Agriculture and Rural Development of Vietnam: «Community-based Conservation of the Hoang Lien Mountain Ecosystem, Vietnam» (year 2001, no number); «Preliminary botanical survey of primary vegetation in Pu Luong nature resrve in the limits of NE part of Thanh Hoa Province, northern Vietnam (Ba Thuoc and Quan Hoa Districts)» Pu Luong — Cuc Phuong Limestone Landscape Conservation Project (year 2003, no number); American Orchid Society: «Exploration of endangered calcium dependent orchid flora in inaccessible rocky limestone areas of the North Vietnam» (years 1999—2000, no number); «Population studies of endemical Paphiopedilum species in northern Vietnam» (years 2001—2002, no number); «Discovery of endemic orchid flora in remote limestone areas of Northern Vietnam» (year 2004, no number); San Diego County Orchid Society Conservation Committee: «Exploration of endangered calcium dependent Paphiopedilum species in Northern Vietnam» (years 1999—2000, no number); U. S. A. National Institutes of Health, National Science Foundation, and the Foreign Agriculture Research Service of the United States Department of Agriculture: «International Cooperative Biodiversity Groups» (1-UO1-TW01015-01); Henry Luce Foundation: «Vietnam Botanical Conservation Program in Vietnam» (years 1999—2004, no number); Basic Research program in Life Science of Viet Nam: «Threatened conifers and cycads of Vietnam» (N 611001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Геологическая карта Вьетнама 1 : 500 000 / Под ред. А. Е. Довжикова. Главное Геологическое Управление ДРВ. Ханой, 1965а.

Геология Северного Вьетнама. Описание к геологической карте Северного Вьетнама 1 : 500 000 / Под ред. А. Е. Довжикова. Главное Геологическое Управление ДРВ. Ханой, 1965б. 668 с.

Фридланд Б. М. Природа Северного Вьетнама. М., 1961. 175 с.

Щеглова Т. Н. Вьетнам. М., 1957. 183 с.

Averyanov L. V. New natural interspecific hybrid — ***Paphiopedilum* × *dalatense*** from Vietnam // Orchid Digest. 2001. T. 65. N 3. P. 133—134.

Averyanov L. V. Distribution, habitats and natural hybridization of geographical races of the Paphiopedilum insigne complex in Northern Indochina // Orchid Review. 2002. T. 110 (Sept.—Oct.). P. 280—287.

Averyanov L. V. Three new slipper orchids from Vietnam // Komarovia. 2002. T. 2. P. 17—18.

Averyanov L. V., *Averyanova A. L.* Updated checklist of the orchids of Vietnam. Vietnam National University Publishing House. Hanoi, 2003. 102 p.

Averyanov L. V., *Averyanova A. L.* New orchids from Vietnam // Komarovia. 2005. T. 5 (in print).

Averyanov L. V., *Phan Ke Loc*, *Nguyen Tien Hiep*, *Harder D. K.* Phytogeographic review of Vietnam and adjacent areas of Eastern Indochina // Komarovia. 2003a. T. 3. P. 1—83.

Averyanov L., *Philip Cribb*, *Phan Ke Loc*, *Nguyen Tien Hiep.* Slipper Orchids of Vietnam. With an Introduction to the Flora of Vietnam. Royal Bot. Gard. Kew. 2003b. 308 p.

Bruzon E., *Carton P.* Le climat de l'Indochine et les typhoons de la mer de Chine. Imprimerie d'Extreme-Orient. Hanoi, 1930. 310 p.

Dy Phon P. La végétation du sud-ouest du Cambodge // Ann. Fac. Sci. Phnom Penh. 1970. T. 3. P. 1—136.

Dy Phon P. Végétation du Cambodge: endémisme et affinités de sa flore avec régions voisines // C. R. Société Biogéographie. 1982. T. 58. P. 135—144.

Khuong Bun Luk. Contribution à l'étude économique de la forêt dense des terres bassed du versant occidental des Monts Cardomomes. Université Scien. Agron. Phnom Penh, 1971. 72 p.

Nguyen Khanh Van, *Nguyen Thi Hien*, *Phan Ke Loc*, *Nguyen Tien Hiep.* Bioclimatic diagrams of Vietnam. Vietnam Nat. Univ. Hanoi, 2000. 126 p.

Rundel P. W. Conservation priorities in Indochina — WWF Desk Study. Forest habitats and flora in Lao PDR, Cambodia and Vietnam. World Wide Fund for Nature, Indochina Programme Office. Hanoi, 1999. 194 p.

Schmid M. Végétation du Vietnam: le massif sud-annamitique et les regions limitrophes. Mém. ORSTOM. Paris, 1974. T. 74. 243 p.

Takhtajan A. Floristic Regions of the World. Univ. California Press. Berkeley, Los Angeles, London, 1986. 522 p.

Tixier P. Bryogéographie du Mont Bokor (Cambodge). J. Cramer. Vaduz, 1979. 121 p.

SUMMARY

Eastern Indochina as a very rich center of orchid diversity and endemism may be divided into six distinct floristic regions (accepted here in the rank of floristic provinces) on the basis of modern biogeographical data and analysis of endemic plant species distribution. These floristic provinces are Sikang-Yunnan, South-Chinese, North-Indochinese, Central-Annamese, South-Annamese and South-Indochinese Provinces. A high level of strict orchid endemism is characteristic for each of them and the proportions of strict endemic species to the whole local orchid flora are as follows: 10.3 % (Sikang-Yunnan Province), 15.8 % (South-Chinese), 8.3 % (North-Indochinese), 7.7 % (Central-Annamese), 12.3 % (South-Annamese) and 8.8 % (South-Indochinese). The highest levels of orchid endemism and diversity in Eastern Indochina can be found in primary mixed and coniferous forests, which cover tops of rocky remnant limestone mountains in the South-Chinese and North-Indochinese floristic provinces. These forests provide home to many strict endemic species particularly from genera such as *Aerides*, *Anoectochilus*, *Bulbophyllum*, *Calanthe*, *Coelogyne*, *Cymbidium*, *Dendrobium*, *Eria*, *Holcoglossum*, *Liparis*, *Paphiopedilum*, *Renanthera* and *Vanda*. Many of them have great significance in ornamental horticulture and breeding programs. Recently discovered orchids such as *Dendrobium trantuanii*, *Holcoglossum lingulatum*, *H. wangii*, *Paphiopedilum* × *aspersum*, *P. barbigerum* var. *lockianum* Aver., *P. hangianum*, *P. helenae*, *P. henryanum*, *P.* × *herrmannii*, *P. malipoense* var. *hiepii* and var. *jackii*, *P. tranlienianum*, *P. vietnamense*, *Renanthera citrina*, *R. vietnamensis* and several others belong to this group. All these species have specific ecological requirements, very restricted areas of distribution and are threatened with extinction in their natural habitats.

УДК 581.9 : 633.2.03

© В. И. Василевич

ПРИМОРСКАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

V. I. VASILEVICH. SEA-SHORE VEGETATION IN THE NORTH-WESTERN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 15.12.2004

По берегам Финского залива, Ладожского, Онежского и Чудского озер встречаются сообщества, образованные специфическими приморскими видами, они гораздо беднее по сравнению с аналогичными сообществами по берегам Балтики и Северного моря. Асс. Empetro—Pinetum встречается в узкой полосе по берегам Финского залива, Ладожского и Онежского озер. На песчаных пляжах и дюнах широко распространены сообщества, в которых доминируют *Leymus arenarius* и *Calamagrostis meinshausenii.* Это первая стадия зарастания приморских песков. Следующая стадия сукцессии представлена сообществами *Festuca arenaria* и *F. sabulosa.* Изредка встречаются сообщества с доминированием *Elytrigia pungens* и *Carex arenaria.* На заболоченных участках по берегам Финского залива произрастают сообщества *Carex mackenziei.* Низкие берега с постоянно влажной почвой заняты сообществами *Juncus gerardii*, *Bolboschoenus maritimus* и *Scirpus tabernaemontani.* На южном берегу Ладоги были найдены своеобразные сообщества, отнесенные к асс. Ranunculetum reptantis.

Ключевые слова: растительность Северо-Запада России, приморская растительность, луга.

По берегам крупных водоемов Северо-Запада: Финского залива, Ладожского, Онежского и Чудского озер — встречаются своеобразные сообщества, образованные в основном видами, которые не растут в удалении от берегов этих водоемов. Подобные сообщества широко распространены по берегам Балтийского и Северного морей. По своей природе и истории это — приморские сообщества. На побережьях крупных озер Северо-Запада виды, образующие эти сообщества, проникли в послеледниковое время, когда эти озера соединялись с разлившейся от таяния громадных масс льда Балтикой. После того как эта связь прервалась, эти сообщества остались своеобразными реликтами прошедшей эпохи.

По сравнению с растительностью расположенных западнее районов Балтийского моря прибрежная растительность восточной части Финского залива и крупных озер Северо-Запада сильно обеднена. Объясняется это прежде всего очень низкой соленостью воды восточной части Финского залива, которая составляет всего 1—2 ‰. Вторая причина бедности этой растительности заключается в том, что Финский залив расположен севернее большей части Балтики, вследствие чего некоторые приморские виды не заходят в восточную часть залива. Еще более обеднены эти сообщества на берегах крупных озер Северо-Запада.

Сосняк вороничный (Empetro—Pinetum)

По берегам крупных водоемов Северо-Запада (Финский залив, Ладожское и Онежское озера), по песчаным береговым валам и дюнам, плоским террасам в полосе не более 50—100 м от берега встречаются сосняки с преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе вороники (*Empetrum nigrum*[1]) и хорошо развитым зеленомошным или лишайниково-зеленомошным покровом. *Empetrum nigrum* в подзонах южной и средней тайги растет только на грядах олиготрофных болот, а в подзоне северной тайги выходит на суходольные местообитания вместе с другими болотными кустарничками (*Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*).

Местообитания вороничных сосняков характеризуются маломощными и бедными почвами. Встречаются эти сосняки и на гранитных грядах (сельгах), где мелкозем накапливается только в понижениях скал.

Сообщества этих сосняков были описаны на южном берегу Финского залива, на Кургаловском и Сойкинском полуостровах, на северном берегу в районе от пос. Пески и до оз. Высокинское. Проективное покрытие вороники в этих сообществах от 20 до 90 %. Высота сосен достигает 20 м, сомкнутость крон 0.5—0.6. В подросте, который как ярус не развит, встречаются отдельные экземпляры сосен, ели и березы. В подлеске — единично можжевельник, рябина. Маловидовой травяно-кустарничковый ярус, кроме вороники, состоит из *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Calluna vulgaris*, *Avenella flexuosa*, *Melampyrum pratense*, *Festuca ovina*, *Luzula pilosa*. В моховом покрове преобладает *Pleurozium schreberi* (до 80 % покрытия), постоянно встречаются *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Ptilidium ciliare*. В некоторых сообществах заметную роль играют лишайники (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cladonia uncialis*).

Сосняки вороничные распространены также на западном побережье Ладожского оз. (между поселками Моторное и Владимирское), на восточном (Карелия) и западном (Подпорожский р-н Ленинградской обл.) берегах Онежского оз. Очень редко вороничные сосняки встречаются в удалении от берегов крупных водоемов (на склоне северной экспозиции камового холма у оз. Звана, в Лужском р-не Ленинградской обл. и на берегу оз. Бабинского в Кингисеппском р-не Ленинградской обл.).

Распространение вороничных сосняков по песчаным берегам водоемов Северо-Запада и Ленинградской обл. отмечали Ю. Д. Цинзерлинг (1932), А. А. Ниценко (1959) и С. Г. Самбук (1986а).

На северном побережье Ладожского оз. на выходах гранитов распространены вороничные сосняки, отличающиеся от вышеописанных меньшей высотой сосен и сомкнутостью древостоя. На западном побережье Онежского оз. у пос. Щелейки встречаются сосняки на выходах скальных пород, сходные с приладожскими, но вороника здесь содоминирует с брусникой. Описания вороничных сосняков северного Приладожья приведены в работах А. А. Ниценко (1959) и С. Г. Самбука (1986а).

Вороничные сосняки широко распространены и по восточному берегу Онеги. Интересны они прежде всего тем, что в них появляются болотные виды, выходящие в суходольные сосняки в северной тайге (*Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*). Вороничные сосняки связывают северотаежные с прибрежными сосняками Балтики. По южному побережью Балтийского моря довольно широко распространены вороничные сосняки, которые относят к асс. Empetro nigri—Pinetum (Libbert et Siss., 1939) Wojterski, 1964. Они также встречаются в узкой полосе вдоль берега моря. В качестве региональных характерных видов этой ассоциации T. Wojterski (1964) приводит *Goodyera repens*, *Pyrola uniflora*, *Listera cordata*, а как дифференциальные виды *Empetrum nigrum*, *Carex arenaria*, *Salix arenaria* (*S. repens*). W. Matuszkiewicz (1984) добавляет к ним еще *Scleropodium purum* и *Polypodium vul-*

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995), мхов — по И. И. Абрамову и Л. А. Волковой (1998).

gare. Он рассматривает Empetro nigri—Pinetum как первичную ассоциацию, которая характеризуется прежде всего высоким обилием *Empetrum nigrum*.

T. Heinken и E. Zippel (1999) приводят эту ассоциацию для побережья Балтики в Передней Померании, но там постоянство *Empetrum nigrum* очень низкое, и она имеет уже очень мало общего с вороничными сосняками Северо-Запада России.

Появление *Empetrum nigrum* на прибрежных песках крупных водоемов, по-видимому, связано с более влажным и прохладным микроклиматом, что и позволяет существовать там сообществам, отчасти сходным с северотаежными. O. Beinker (1998) считает, что *Empetrum nigrum* свидетельствует о высокой влажности воздуха и равномерном увлажнении почвы в течение года.

Сообщества волоснеца песчаного и вейника Мейнсгаузена (Leymo—Honckenyetum и Calamagrostio—Leymetum)

Эти сообщества встречаются довольно часто по песчаным берегам крупных водоемов, в верхних частях песчаных пляжей, на береговых валах и дюнах. В этих местах грунтовые воды летом стоят довольно глубоко, и верхний слой песка в сухую погоду пересыхает. В этих условиях поселяются растения, которые могут мириться с сухостью субстрата и подвижностью песка. Наиболее обильными и постоянными видами являются *Leymus arenarius* и *Calamagrostis meinshausenii*; последний очень близок к *C. epigeios* и не всегда рассматривается как особый вид. Он не встречается по берегам Балтики за пределами восточной части Финского залива. Эти виды служат основными закрепителями приморских песков. Кроме них постоянен еще *Lathyrus maritimus*. Общее проективное покрытие травостоя в этих сообществах невелико: часто всего лишь 20—30 % и только иногда достигает 50—60 %.

Только по берегам Финского залива в этих сообществах встречаются *Honckenya peploides*, *Cakile baltika*, *Elytrigia pungens*, *Atriplex littoralis*, *Matricaria maritima*, *Rosa rugosa*. Эти виды широко распространены по берегам Балтики, а на берегах Ладоги они отсутствуют или встречаются очень редко. В голоцене Ладога неоднократно соединялась с Балтийским морем, но в то время, когда оно представляло собой приледниковое озеро, изолированное от Атлантического океана, и было заполнено пресной водой. В это время эти виды могли проникнуть в Ладогу, но не смогли там сохраниться из-за более суровых климатических условий на ее берегах. Из обычных на всем Северо-Западе видов довольно постоянно встречаются *Rumex acetosella*, *Hieracium umbellatum*, *Artemisia campestris*. Моховой покров развит слабо, единственный более или менее постоянный вид — *Ceratodon purpureus*.

За пределами российской части Финского залива, во многих местах побережья Балтики широко распространены асс. Leymo—Ammophiletum arenariae Br.-Bl. et de Leeuw 1935, в которой доминируют *Ammophila arenaria* и *Leymus arenarius*. Первый вид в пределах Ленинградской обл. встречается только на островах Финского залива. В этой ассоциации *Ammophila arenaria* считается характерным видом, а *Leymus arenarius* — дифференциальным (Lundberg, 1987).

Эта ассоциация, по мнению K. Dierßen (1996), встречается на белых дюнах умеренной области Европы, а в Северной Европе ее замещает Honckenyo—Leymetum arenariae R. Tx. 1966, но K. Dierßen приводит для нее большое число характерных видов, которые отсутствуют на Северо-Западе (*Beta maritima*, *Crambe maritima*, *Ligusticum scoticum*, *Mertensia maritima* и др.). Эта ассоциация широко распространена в Эстонии (Ребассоо, 1976). G. и H. Passarge (1973) приводят асс. Leymo—Honckenyetum для передовых дюн северного берега Финского залива, в которой растут

Leymus arenarius, *Honckenya peploides*, *Calamagrostis epigeios*, *Festuca arenaria*, *Hieracium umbellatum*. *Honckenya peploides* отсутствует на берегах Ладоги и Онеги, но появляется на берегах Белого моря (Бабина, 2002), где видовой состав сообществ весьма сильно отличается от того, что растет на берегах Балтики. В асс. Leymus arenarius с Белого моря (Вехов, Георгиевский, 1984) очень обычны *Alopecurus arundinaceus*, *Elytrigia repens*, *Angelica archangelica*, *Rumex crispus*, *Veronica longifolia* и другие виды, свидетельствующие о гораздо большем увлажнении.

Учитывая, что эти сообщества на берегах Финского залива включают значительное число приморских видов, отсутствующих на берегах других крупных водоемов Северо-Запада, их следует рассматривать как отдельную ассоциацию — Leymo—Honckenyetum G. et H. Passarge 1973, а сообщества не берегах Ладоги, Онеги и Чудского оз. следует отнести к асс. Calamagrostio—Leymetum arenariae G. et H. Passarge 1973 (табл. 1). Вторую ассоциацию можно разделить на 2 субассоциации по преобладанию *Leymus arenarius* или *Calamagrostis meinshausenii*. Границы между ассоциациями весьма условны и во флористической классификации, особенно при сравнении сообществ из разных географических районов. Отделение сообщества восточной части Финского залива от остальных сообществ Балтики подчеркивает их бедность настоящими приморскими видами и главное — отсутствием *Ammophila arenaria*.

Ассоциации растительности сухих песчаных берегов слабо дифференцированы по флористическому составу. *Leymus arenarius* встречается во всех этих ассоциациях и с довольно высоким постоянством. *Lathyrus maritimus* отсутствует в сообществах *Carex arenaria*, а в сообществах *Festuca arenaria* и *F. sabulosa* ее постоянство низко. На берегах Финского залива и Чудского оз. в этих ассоциациях встречается *Petasites spurius*, который довольно широко распространен по южному берегу Балтики, в Дании, на о-ве Борнхольм (Dierßen, 1996). На Северо-Западе этот вид встречается редко прежде всего из-за отсутствия хорошо развитых песчаных отмелей на реках, пионером зарастания которых он является. По берегам Ладоги нередко встречаются отдельные невысокие кусты *Salix acutifolia*. Сообщества с высоким покрытием этого вида встречаются по берегам Ладоги редко, а на других крупных водоемах полностью отсутствуют.

Волоснец песчаный в последнее время стал переселяться с песчаных побережий и теперь его можно встретить вдоль дорог на Карельском перешейке и на востоке Ленинградской обл., по шоссе из Тихвина на Вологду, у пос. Череха, в окрестностях Пскова, где он растет на песчаном карьере. Сообщества волоснеца песчаного представляют собой первую стадию зарастания и закрепления прибрежных песков и характеризуются преобладанием корневищных растений.

Асс. Leymo—Ammophiletum oriento-balticum (Steffen, 1931) Fukarek 1961 с Куршской косы (Банджюлене, 1976) отличается наличием представителей серых дюн: *Corynephorus canescens*, *Artemisia campestris*, *Carex arenaria*, но это не географические отличия, а главным образом свидетельства более продвинутой стадии сукцессии.

Описания Calamagrostio—Leymetum arenariae с восточного берега Ладоги, с территории Нижне-Свирского заповедника отличаются наличием очень большого числа видов разной экологии. Берега и прилегающая акватория Ладоги в этом районе служат местом отдыха птиц при перелетах. Птицы заносят на берег большое количество семян самых разных видов. Из луговых здесь встречаются *Vicia cracca*, *Achillea millefolium*, *Stellaria graminea*, *Leontodon autumnalis*, *Trifolium pratense*, *Centaurea jacea*, *Rhinanthus serotinus*, *Fragaria vesca*, *Agrostis tenuis*, *Knautia arvensis*, *Leucanthemum vulgare*, *Mulgedium sibiricum*, *Carex leporina*, *Avenella flexuo-*

sa, *Pimpinella saxifraga*. Из видов сырых лугов и болот — *Peucedanum palustre*, *Ranunculus repens*, *Angelica sylvestris*, *Lythrum salicaria*, *Gnaphalium sylvaticum*. Луга вблизи берегов в этом районе отсутствуют и занос этих видов явно не местный. В других пунктах и в других ассоциациях растительности побережий эти виды отсутствуют или очень редки.

Это своеобразный вариант данной ассоциации. Видов, которые могли бы рассматриваться как дифференциальные, много. Но они не свидетельствуют о каких-либо экологических особенностях, и более высокого ранга, чем вариант, эти сообщества не заслуживают. Не все из этих заносных видов оказываются устойчивыми. Ясно, что их часть продержится на берегу немного лет, а повторный занос птицами может в дальнейшем доставить сюда какие-то новые виды.

Сообщества овсяницы песчаной (Hieracio—Festucetum arenariae) (табл. 1)

Эта ассоциация характеризует следующую стадию закрепления прибрежных песков. Общее проективное покрытие возрастает. Виды предыдущей ассоциации сохраняются, но кроме них становится обильна длиннокорневищная *Festuca arenaria*, появляются дерновинные *Festuca sabulosa* и *F. ovina*. Эта стадия зарастания песков может длиться весьма долго, но рано или поздно на таких полузаросших песках появляются всходы и подрост сосны, и при отсутствии нарушений постепенно сформируются сосновые леса.

Мхи в процессе зарастания прибрежных песков не играют серьезной роли, но в ряде случаев бывает обилен *Ceratodon purpureus*, создающий тонкий, но плотный слой на поверхности песка.

Описания этой ассоциации были сделаны на южном берегу Финского залива и на западном берегу Онежского оз., в пределах Ленинградской обл. Возможно нахождение ее и на Ладоге.

Асс. Leymo—Festucetum arenariae представляет собой заключительную стадию развития Ammophiletum arenariae и Honckenyo—Leymetum arenariae. На островах Эстонии в этой ассоциации доминирует *Festuca arenaria*, а *Leymus arenarius*, *Honckenya peploides* и *Ammophila arenaria* постоянны (Rebassoo, 1975).

F. Runge (1992) проводил наблюдения на постоянных площадках на Восточно-Фризских островах с 1964 г. и отметил, что в ходе сукцессии в Elymo—Ammophiletum festucetosum arenariae обилие *Ammophila arenaria* снижается, а обилие *Festuca rubra* растет. Сукцессия идет в сторону зарослей *Rubus caesius*. Л. М. Разумова (1970) выделяет 2 стадии в зарастании приморских песков в Латвии, Эстонии и Ленинградской обл. На первой стадии корневищных злаков доминирует *Leymus arenarius* с субдоминантами *Calamagrostis epigeios* и *Festuca arenaria*. На стадии дерновинных злаков преобладает *Festuca beckeri* (*F. sabulosa*). *Festuca arenaria* появляется в Ammophiletum на стадии закрепленных серых дюн (Høiland, 1978; Кессель и др., 2003).

G. и H. Passarge (1973) для восточной части Финского залива приводят асс. Hieracio—Festucetum arenariae с *Hieracium umbellatum*. Эту же ассоциацию указывает Р. Банджюлене (1976) на Куршской косе. К сожалению, в этих работах отсутствует детальное описание сообществ. Это название можно сохранить за сообществами с *Festuca arenaria* в восточной части Балтики.

Festucetum arenariae Nordh. 1923 на берегах Швеции характеризуется доминированием *Festuca arenaria*, но в отличие от описаний на Северо-Западе там довольно постоянно встречаются *Plantago maritima*, *Aster tripolium*, *Glaux maritima*, *Triglochin maritimum* (Dahl, Hadač, 1941). Это говорит о значительно большем засолении

ТАБЛИЦА 1

Растительность сухих песчаных берегов крупных водоемов Северо-Запада

Ассоциация	Leymo—Honckenyetum		Calamagrostio—Leymetum arenariae												Caricetum arenariae		Hieracio—Festucetum arenariae		Festucetum sabulosae	
Субассоциация			leymetosum						calamarostidetosum											
Вариант									Типичный		Луговой									
Местонахождение	Финский залив		Чудское оз.		Ладожское оз.		Онежское оз.		Ладога				Финский залив		Финский залив, Онежское оз.		Чудское оз., Финский залив			
Число описаний	21		9		5		4		11		5		4		4		9			
Leymus arenarius	22	100	14	100	11	100	6	100	7	82	1	20	1	50	5	100	3	88		
Lathyrus maritimus	12	86	4	44	10	40		50	1	54	3	60				25		11		
Honckenya peploides	10	67								18										
Calamagrostis meinshausenii	2	62	1	67	1	100	2	25	21	100	7	100		100	2	50		11		
Festuca sabulosa	1	33	11	78	2	80			1	27		20	1	50			30	100		
F. arenaria	4	57		33			11	100	3	36		20	6	75	19	100	1	33		
Carex arenaria		5											44	100				11		
Hieracium umbellatum		24		11		20	2	50		45	3	100	1	25	1	50	1	33		
Artemisia campestris	1	24	1	89	1	80				9							1	77		
Rumex acetosella		24		22		20						60				50		44		
Equisetum arvense		14		22		20				9	13	40						11		
Tanacetum vulgare		33				20				9		40								
Achillea millefolium		9		11						9		60						11		
Linaria vulgaris		24		11						9		40						22		
Hieracium laevigatum					1	80														
Elytrigia pungens	1	24																		
Cakile baltica		33								9										
Atriplex littoralis		14																		
Sedum acre		10	1	89													1	66		
Galium verum		14		11								20		25						
Potentilla argentea		14		22														22		

Petasites spurius		10		33														
Cardaminopsis arenosa		5		22														33
Pinus sylvestris		5				20							1	50				11
Juniperus communis		5	1	11														
Rosa rugosa	1	10																
Salix acutifolia					2	60												
Koeleria glauca								50										
Rumex graminifolius								75										
Empetrum nigrum								25										
Stellaria graminea		14										40		25				
Potentilla anserina		5									1	20						
Trifolium repens												40						22
Campanula rotundifolia										40								
Leucanthemum vulgare												60						
Pimpinella saxifraga				11								40						
Leontodon autumnalis											1	60						
Rhinanthus serotinus											3	40						
Fragaria vesca											1	40						
Agrostis tenuis											1	60						
Avenella flexuosa		5								9		60		25				11
Euphrasia brevipila											2	20						
Ceratodon purpureus		14	5	44		20								25			8	67
Tortula ruralis			4	33														
Brachythecium albicans					2	60												
Rhacomitrium canescens		5											8	25			9	62
Polytrichum piliferum						20											2	11
P. juniperinum													4	50				
Pohlia nutans													2	75				22
Cladina arbuscula														25			4	22

Примечание. Здесь и в табл. 2. Цифры слева в колонках — среднее проективное покрытие, %; цифры справа — постоянство, %.

почвы. Менее богата галофитами эта ассоциация с островов Эстонии (Rebassoo, 1975). В обзорной работе по растительности Северной Европы K. Dierßen (1996) приводит асс. Festuco rubrae—Leymetum arenariae Nordh. 1955, которая мало отличается от Festucetum arenariae. Хотя классификация приморской растительности строится на флористической основе, в бедных видами ассоциациях в качестве характерных видов выступают чаще всего одни доминирующие виды, а плавное изменение растительности в ходе сукцессии не дает возможности четко разделить разные ее стадии. *Festuca arenaria* не всегда рассматривается как самостоятельный вид; под *F. rubra* нередко понимают *F. rubra* subsp. *arenaria.*

В сообществах волоснеца и овсяницы встречается роза морщинистая (*Rosa rugosa*), которая иногда образует крупные куртины. Этот вид шиповника часто отмечается в посадках и, вероятно, является заносным на прибрежных песках.

Сообщества *Elytrigia pungens*

На южном берегу Финского залива, на Сойкинском п-ове были встречены сообщества, в которых доминирует *Elytrigia pungens.* Вместе с ней встречаются *Tanacetum vulgare*, *Leymus arenarius*, *Honckenya peploides*, *Lathyrus maritimus*, *Cakile baltica*, *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Ranunculus repens.* Подобные сообщества в литературе по растительности побережий Балтики не приводятся. Широко распространены сообщества с *Elytrigia repens*, но они гораздо более луговые по своему флористическому составу. В асс. Elytrigietum boreoatlanticum (Br.-Bl. et deLeeuw 1936) Tx. 1937 доминирует *Elytrigia juncea.* Она встречается на эмбриональных дюнах (Piotrowska, Celiński, 1965; Høiland, 1978; Lundberg, 1987).

Наличие даже одного обильного вида, к тому же не встречающегося или редкого в других ассоциациях, — достаточное основание для выделения особой ассоциации во флористической классификации, но по результатам всего лишь 2 описаний от этого шага лучше воздержаться.

Сообщества овсяницы дюнной (Festucetum sabulosae) (табл. 1)

Этот вид встречается на берегах только в восточной части Балтийского моря. В литературе встречаются упоминания о *Festuca sabulosa* у Банджюлене (1976), которая приводит для Куршской косы субасс. Leymo—Ammophiletum festucetosum sabulosae. Это плотнодерновинный злак, и его высокое обилие свидетельствует о следующей стадии сукцессии растительности. *Leymus arenarius* еще сохраняет в этой ассоциации высокое постоянство, но другие виды, характерные для Calamagrostio—Leymetum, встречаются в сообществах *Festuca sabulosa* не часто. Относительно высоким постоянством отличаются *Artemisia campestris*, *Sedum acre* — виды сухих песчаных почв (боровых пустошей).

Большая часть описаний этой ассоциации сделана на восточном берегу Чудского оз., а несколько — на северном берегу Финского залива.

Сообщества осоки песчаной (Caricetum arenariae)

Они встречаются только в западной части Финского залива в пределах Ленинградской обл. Это корневищный вид, но образующий сомкнутый травостой с проективным покрытием 50—60 %. Осока песчаная является видом с атлантическим типом ареала, имеющая в Ленинградской обл. свою восточную границу. На севере своего ареала это вид тесно связан с морскими побережьями, но в Польше и Германии ее ареал охватывает северные части этих стран и идет на 200—300 км в глубь материка.

Эта ассоциация встречается крайне редко. Кроме осоки песчаной, в ней постоянно встречается *Festuca arenaria* и мелкий мох *Pohlia nutans*. По своему флористическому составу она близка к сообществам *Leymus arenarius*. Все основные виды Leymetum присутствуют в этой ассоциации (*Leymus arenarius*, *Calamagrostis meinshausenii*, *Festuca sabulosa*, *F. arenaria*, *Hieracium umbellatum*). Из видов, постоянных в Leymetum, в Caricetum arenariae отсутствуют *Lathyrus maritimus*, *Honckenya peploides*, *Artemisia campestris*.

В литературе по растительности побережий Балтики и Северного моря эта ассоциация приводится не часто. Р. Банджюлене (1976) упоминает о сообществах с преобладанием *Carex arenaria* на авандюне Куршской косы. Сообщества с ее доминированием изредка встречаются на песчаных береговых валах залива Шляй в Шлезвиг-Гольштейне (Kieckbusch, 1998). В них постоянна *Agrostis tenuis*. На Северо-Фризских островах в Северном море встречается асс. Carici arenariae—Empetretum nigri Tx. et Kitamura 1975, в которой доминирует *Empetrum nigrum*, а *Carex arenaria* довольно постоянна (Beinker, 1998).

Этим исчерпывается разнообразие прибрежных сообществ на высоких песчаных берегах. Так, где берега низкие и грунт влажный в течение большей части лета, развиваются сообщества прибрежно-водных растений, часть которых является тесно связанной с берегами морей и крупных озер.

Сообщества осоки Маккензи (Caricetum mackenziei Nordh. 1971)

На западном берегу Кургаловского п-ова, на заболоченном берегу залива, у дер. Гакково было встречено сообщество, в котором доминировала *Carex mackenziei*. В нем были обильны *Scirpus tabernaemontani*, *Eriophorum polystachion*, *Comarum palustre*, *Calamagrostis neglecta*, встречались *Eleocharis quinqueflora*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Carex scandinavica*, *Galium palustre*, *Lythrum salicaria*, *Agrostis stolonifera*. *Carex mackenziei* — специфический приморский вид, произрастающий на более или менее засоленных морских берегах. По берегам Финского залива он идет по линии Выборг—Приморск—Калище. По типу ареала это берингийско-североатлантический арктический вид (Миняев, 1969).

Этот вид нередко играет заметную роль в асс. Eleocharetum uniglumis Almquist 1929. Сообщества с доминированием *Carex mackenziei* приводят H. E. Rebassoo (1975) для островов Эстонии и G. Tyler (1969) для Южной Швеции.

Эта ассоциация развивается в условиях слабого засоления, но в отличие от других приморских ассоциаций встречается на низинных болотах по берегу моря. V. Gillner (1960) относит ее к классу Scheuchzerio—Caricetea nigrae, к союзу Caricion davallianae.

Сообщества ситника Жерара (Juncetum gerardi Nordh. 1923) (табл. 2)

По берегам Финского залива, в тех местах, где берег низкий и имеется достаточно мощный слой мелкозема, а грунтовые воды стоят близко к поверхности, развиваются своеобразные сообщества приморских лугов, в которых заметную роль

ТАБЛИЦА 2

Растительность сырых берегов крупных водоемов Северо-Запада

Ассоциация	Bolboschoenetum maritimi				Juncetum gerardii		Ranunculetum reptantis	
Субассоциация	Bolboschoenus maritimus		Scirpus tabernae-montani					
Число описаний	6		4		4		13	
Bolboschoenus maritimus	40	100			1	25		
Scirpus tabernaemontani	13	100	35	100		25		
Myosotis palustris		50			2	25		
Juncus bufonius		17	2	50				15
Atriplex hastata		33		25				
Triglochin maritimum		17				25		
Glaux maritima		17				50		
Alopecurus arundinaceus	1	17				25		
Agrostis stolonifera		17				25		
Eleocharis uniglumis				25				
Ruppia brachypus				25		50		
Phragmites australis		33		50				31
Calamagrostis neglecta		17			3	75		
Juncus gerardii		17			70	100		
Plantago maritima					1	50		
Montia fontana					2	25		
Sagina procumbens					1	50		
Agrostis straminea					1	50		
Eleocharis mamillata					1	50		
Tanacetum vulgare					1	50		
Potentilla anserina					1	25		
Lythrum salicaria				25	2	75		62
Galium palustre		17			1	50		7
Ranunculus reptans				25		25	22	100
Eleocharis palustris		50	1	50			3	95
E. acicularis	1	17					8	84
Alisma plantago-aquatica		33					1	76
Myosotis cespitosa							3	54
Bidens tripartita		17					1	62
Sagina nodosa							3	46
Agrostis gigantea							1	54
Juncus articulatus							1	54
J. balticus						25	1	23
Potamogeton gramineus							1	62
Carex acuta							1	54
Alopecurus geniculatus							1	46
Trifolium repens						25	1	46
Gnaphalium uliginosum								46
Sagittaria sagittifolia								46
Odontites serotina								38
Polygonum hydropiper								38
Epilobium palustre								38
Rumex rossicus								38
Limosella aquatica		17						31
Subularia aquatica								23

играет *Juncus gerardii.* Образуемые им сообщества не занимают больших площадей. а обычно вкраплены небольшими участками в фитоценозы лугов, образованных обычными на Северо-Западе видами.

Ситник Жерара интересен тем, что он является факультативным галофитом и может успешно расти как при небольшом засолении почвы, так и в незасоленных местах. Он широко распространен по побережьям Балтийского и Северного морей, а также в южных районах России и на Украине, в сообществах слабо засоленных лугов. В сообществах этой ассоциации нередко встречается и иногда бывает обилен еще один галофильный вид — *Eleocharis uniglumis.*

Среднее проективное покрытие *Juncus gerardii* составляет 70 %. Постоянны и более или менее обильны *Calamagrostis neglecta*, *Lythrum salicaria*, *Galium palustre*, *Sagina nodosa*, *Agrostis straminea*, *Eleocharis mamillata.* Среди остальных видов этой ассоциации встречается еще ряд видов, связанных с побережьями: *Plantago maritima*, *Glaux maritima*, *Alopecurus arundinaceus*, *Triglochin maritimum.*

Эта ассоциация широко распространена по берегам Балтийского моря. Ее характеристика, которая приводится в многочисленных работах, весьма сходна в разных районах (Dahl, Hadač, 1941; Gillner, 1965; Tyler, 1969; Rebassoo, 1975; Neckermann, 1987; Dierßen, 1996; Kieckbusch, 1998). Единственный характерный вид этой ассоциации — *Juncus gerardii.* В ней постоянно встречаются из приморских видов *Plantago maritima*, *Glaux maritima*, *Triglochin maritimum.* Эту ассоциацию приводит Н. В. Бабина (2002) для побережья Белого моря, добавив в характерные виды *Agrostis stolonifera.* Этот вид встречается во всех районах по берегам Балтики, но его фитоценотический оптимум находится в других условиях среды, в связи с чем его не считают характерным видом данной ассоциации. V. Gillner (1960) приводит 5 субассоциаций Juncetum gerardi на западном побережье Швеции, 2 из которых (*Salicornia strictissima* и *Salicornia europaea*) характеризуются высоким засолением почвы.

Сообщества клубнекамыша морского (Bolboschoenetum maritimi (Warming 1906) Tx. 1937) (табл. 2)

Сообщества этой ассоциации встречаются только по южному берегу Финского залива. Они развиваются у самого уреза воды на мокром песке или при глубине воды до 20—30 см. Это обычно мало сомкнутые сообщества (покрытие *Bolboschoenus maritimus* — 20—40 %), состоящие из небольшого числа видов. К этой же ассоциации относят сообщества с преобладанием *Scirpus tabernaemontani.* Виды, свойственные берегам крупных водоемов Северо-Запада, присутствуют в этой ассоциации, но они не постоянны. Это *Triglochin maritimum*, *Glaux maritima*, *Juncus gerardii*, *Alopecurus arundinaceus*, *Atriplex littoralis*, *Ruppia brachypus*, *Zannichellia palustris.* Более или менее постоянны только *Myosotis palustris* и *Eleocharis palustris.*

R. Tüxen и K.-H. Hülbusch (1971) выделили новый класс Bolboschoenetea maritimi. Центр распространения этого класса находится в солоноватых водах побережий. Там *Bolboschoenus maritimus* растет один или вместе с *Scirpus tabernaemontani.* Характерные виды ассоциации, а также союза, порядка и класса — эти 2 вида. Высокая соленость воды препятствует произрастанию сообществ этой ассоциации, но некоторая соленость устраняет конкурентов. *Bolboschoenus maritimus* переносит более высокое засоление, чем *Scirpus tabernaemontani* (Gillner, 1960). Эта ассоциация встречается на песке или иле и только при полном освещении. Ареал этой ассоциации — от Испании до Швеции. Иногда (Gillner, 1965) в число характерных видов включают *Phragmites australis*, а Н. В. Бабина (2002) считает, что в этой ассоциации только 1 характерный вид — *Bolboschoenus maritimus*. H. E. Rebassoo (1975) выделяет в этой ассоциации 3 субассоциации по преобладанию *Bolboschoenus maritimus*, *Scirpus tabernaemontani* или *Phragmites australis*. G. Tyler (1969) отмечает, что в гидролиторали клоны этих 3 видов обычно растут вперемешку, но в местах, подверженных действию волн, тростник уступает место двум остальным видам. Отсутствие на крупных водоемах Северо-Запада защищенных от ветра заливов определяет незначительное участие тростника в сложении этих сообществ. J. J. Kieckbusch (1998) пишет, что эти 3 вида образуют сообщества как в пресной, так и в солоноватой воде. E. Dahl и E. Hadač (1941) считают, что в более пресных водах *Bolboschoenus maritimus* замещается тростником. Сообщества *Phragmites australis* широко распространены по берегам крупных водоемов Северо-Запада, но какие-либо приморские виды в них почти полностью отсутствуют.

Сообщества *Juncus balticus*

Juncus balticus довольно часто встречается по берегам крупных водоемов Северо-Запада, но редко бывает обилен. В литературе нет сведений о сообществах с высоким обилием этого вида на побережье Балтики. Сообщества с покрытием *Juncus balticus* 15—30 % были встречены на южном берегу Финского залива и восточном берегу Ладоги. В них обильны *Agrostis stolonifera*, *Trifolium repens*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca rubra*. Эти сообщества встречаются небольшими пятнами около уреза воды на влажном песке.

Сообщества лютика стелющегося (Ranunculetum reptantis ass. nov.) (табл. 2, 3)

По южному берегу Ладоги, между устьями рек Паши и Свири встречаются участки берега, покрытого плотно утрамбованными прибоем не очень крупными валунами. Поверхность такого берега похожа на булыжную мостовую. Этот берег низкий, находится у самого уреза воды, и мелкозем, находящийся между булыжниками, всегда влажный.

В таких условиях развиваются сообщества *Ranunculus reptans*. Этот вид широко распространен по всему Северо-Западу и нередко встречается по сырым песчаным и галечниковым берегам озер. Обычно его обилие незначительно, а здесь он является одним из основных доминантов, и его покрытие достигает 30—40 %. Кроме него значительную роль в сообществах этой ассоциации играют *Eleocharis acicularis*, *E. palustris*, которые очень обычны по сырым берегам озер. *Myosotis cespitosa* и *Sagina nodosa* явно имеют свой фитоценотический оптимум в этой ассоциации.

Кроме этих видов, образующих основную массу растений в сообществе, постоянно встречаются *Alisma plantago-aquatica*, *Agrostis gigantea*, *Alopecurus geniculatus*, *Gnaphalium uliginosum*, *Potamogeton gramineus* и *Rumex maritimus*, который довольно тесно связан с берегами крупных водоемов. В этой ассоциации встречаются довольно редкие на Северо-Западе виды: *Limosella aquatica* и *Subularia aquatica*.

Ассоциация лютика стелющегося представляет собой низкие ковры, высота основной массы растений — около 10 см. В середине лета они покрыты желтыми цветками лютика, голубыми — незабудки и белыми — частухи.

ТАБЛИЦА 3

Acc. Ranunculetum reptantis

Номера описаний	Проективное покрытие видов, %									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Ranunculus reptans	10	30	20	25	30	40	20	10	40	25
Eleocharis acicularis	2	+	3	20			30	20	2	20
E. palustris	2	2	5	5	5	1	+	5	2	5
Myosotis cespitosa	10	+	+	15	1	1	10			
Sagina nodosa	2	+	15		5	+	10			
Alisma plantago-aquatica	1	+	+	10			+	1	1	2
Agrostis gigantea	5		+	3	2	2	1		+	
Juncus articulatus	2	+	3	1	+	1			+	
Potamogeton gramineus		+	+		+	3		+		1
Alopecurus geniculatus	+		+	5	1	+	+			
Bidens tripartita	+	+		5	+	1	+		+	
Trifolium repens	1	+	+	+	15		+			
Lythrum salicaria		1	+	+	+		+			1
Carex acuta	2	1			1	5	1		1	
Gnaphalium uluginosum	+	+	+	+	+	+				
Sagittaria sagittifolia		+	+			+		+		+
Limosella aquatica		+	+	+				+		
Subularia aquatica									+	
Rumex rossicus	+	+		+		+	+			
Juncus balticus										+
Ranunculus sceleratus	+			+		+				
Epilobium palustre	1	+	+	5	1					
Polygonum hydropiper	1				+	1	1			
Rorippa islandica	+			+			+			
Odontites serotina	+		+		+	+	+			
Lycopus europaeus			+			+	+			
Juncus bufonius				+		+				
Batrachium eradicatum				+		+				
Galium uliginosum						+	+			
Epilobium adenocaulon						2	1			
Leontodon autumnalis						+	+			
Malachium aquaticum						+	+			
Phragmites australis						+			2	+

Эти сообщества существуют только на сильно завалуненном грунте, который не позволяет расти крупным растениям, для которых нужен более или менее мощный слой мелкозема. В тех местах побережья, где такой слой накапливается, развиваются сообщества *Carex acuta.*

По общему видовому составу эту ассоциацию можно отнести к классу Nano—Juncetea, виды класса Bidentetea также присутствуют, но не играют сколько-нибудь заметной роли.

Такого рода сообщества нигде больше не встречаются, и ничего на них похожего мы в литературе не нашли.

Этим исчерпывается набор типов растительных сообществ, которые являются тесно связанными с побережьями крупных водоемов Северо-Запада. На этих берегах встречается много других сообществ, но они широко распространены по берегам более мелких озер и другим местообитаниям с повышенным увлажнением.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-49280) и гранта СПбНЦ РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова И. И., *Волкова Л. А.* Определитель листостебельных мхов Карелии // Arctoa. 1998. Vol. 7. Suppl. 1. 390 p.

Бабина Н. В. Галофильная растительность западного побережья Белого моря // Растит. России. 2002. № 3. С. 3—21.

Банджюлене Р. Травянистые сообщества дюн Куршю-Нярия // Фитогеографическая, флористическая и геоботаническая характеристика приморской растительности. Вильнюс, 1976. С. 46—51.

Вехов В. Н., *Георгиевский А. Б.* Луга Ковдского полуострова и острова Великого // Ботанические исследования в заповедниках РСФСР. 1984. С. 50—66.

Кессель Д. С., *Козьминская Т. Л.*, *Шелестовская Я. А.* Инициальные стадии зарастания дюн Куршской и Вислинской кос Балтийского моря (Калининградская обл.) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 7. С. 62—75.

Миняев Н. А. Гипоарктические (аркто-бореальные) элементы во флоре северо-запада европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. 1969. Вып. 2. С. 34—46.

Ниценко А. А. Очерки растительности Ленинградской области. Л., 1959. 142 с.

Разумова Л. М. О сукцессиях растительности на песках Советской Прибалтики // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 9. С. 1333—1335.

Ребассоо Х.-Э. Растительные сообщества песчаных побережий островов и черты их генезиса // Фитогеографическая, флористическая и геоботаническая характеристика приморской растительности. Вильнюс, 1976. С. 124—126.

Самбук С. Г. Классификация сосновых лесов северного Приладожья // Бот. журн. 1986а. Т. 71. № 4. С. 441—449.

Самбук С. Г. Классификация лишайниковых и зеленомошных сосновых лесов северо-запада европейской части СССР // Бот. журн. 1986б. Т. 71. № 11. С. 1468—1479.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // Тр. Геоморфолог. ин-та. 1932. Вып. 4. 377 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Beinker O. Zur Vegetationskunde der Dünen im Listland der Insel Silt // Kiler Notizen. 1998. Vol. 25—26. S. 128—166.

Dahl E., *Hadač E.* Strandgesellschaften der Insel Ostøy im Oslofjiord // Nytt Mag. For Naturvidensk. 1941. Vol. 82. S. 251—312.

Dierßen K. Vegetation Nordeuropas. 1996. 838 s.

Gillner V. Vegetations- and Standortsuntersuchungen in den Strandwiesen der schwedischen Westküste // Acta Phytogeogr. Suecica. 1960. Vol. 43. 198 s.

Gillner V. Salt marsh vegetation in southern Sweden // Acta Phytogeogr. Suecica. 1965. Vol. 50. P. 97—104.

Heinken T., *Zippel E.* Die Sand-Kieferwälder (Dicrano-Pinion) im norddeutschen Tiefland: syntaxonomische, standörtliche und geographische Gliederung. Tuexenia. 1999. Vol. 19. S. 55—106.

Høiland K. Sand-dune vegetation of Lista, SW Norway // Norw. J. Bot. 1978. Vol. 25. N 1. P. 23—45.

Kieckbusch J. J. Vegetationskundliche Untersuchungen am Südufer der Schlei // Mitt. Arbeitsgem. Geobot. in Schleswig-Holstein und Hamburg. 1998. Vol. 55. 136 s.

Lundberg A. Sand dune vegetation on Karmøy, SW Norway // Nord. J. Bot. 1987. Vol. 7. N 4. S. 453—477.

Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Warszawa. 1984. 298 S.

Neckermann C. Die Salzwiesen Amrums // Kieler Notizen. 1987. Vol. 19. N 4. S. 110—136.

Passarge G., *Passarge H.* Zur soziologische Gliederung von Sandstrand-Gesellschaften der Ostseeküste // Feddes repertorium. 1973. Vol. 84. N 3. S. 231—258.

Piotrowska H., *Celiński F.* Zespoły psammofilne wysp Wolina i Połydniowowschodniego Usnamu // Bad. Fiziogr. nad Polska zach. 1965. Vol. 16. S. 123—170.

Rebassoo H.-E. Sea-shore plant communities of the Estonian islands. Tartu, 1975. 176 p.

Runge F. Dauerquadratuntersuchungen einiger Pflanzengesellschaften der Ostfriesischen Inseln // Abh. Naturwiss. Ver. Bremen. 1992. Vol. 42. N 1. S. 55—63.

Tüxen R., Hülbusch K.-H. Bolboschoenetea maritimi // Fragm. Flor. et geobot. 1971. Vol. 17. N 3. S. 391—407.

Tyler G. Studies in the ecology of Baltic sea-shore meadows II. Flora and vegetation // Opera botanica. 1969. N 25. 101 p.

Wojterski T. Bory sosnowe na wydmach nadmorskich na Polskim wybrzeżu. 1964. 217 s.

SUMMARY

On the shores of the Gulf of Finland, Ladoga, Onega and Chudskoye Lakes, the plant communities occur which include a great number of maritime species. These communities are poorer in species composition in comparison with analogous communities on the Baltic and North Sea shores. The Ass. Empetro—Pinetum occurs in narrow belt along the Gulf of Finland, Ladoga and Onega shores. The communities with dominance of *Leymus arenarius* and *Calamagrostis meinshausenii* are widely distributed on sand beaches and dunes. This is the first stage of vegetation succession on sand beaches. In the following stage *Festuca arenaria* and *F. sabulosa* dominate. Communities of *Elytrigia pungens* and *Carex arenaria* are rare. *Carex mackenziei* dominates in communities that occur in the marshes on the Gulf of Finland shores. Communities of *Juncus gerardii*, *Bolboschoenus maritimus* and *Scirpus tabernaemontani* occupy low shores with permanently moist soil. The Ass. Ranunculetum reptantis was described in the southern shore of Ladoga on bouldery moist soil.

УДК 582.52

© М. В. Ремизова[1], Д. Д. Соколов[1], Л. А. Москвичева[2]

МОРФОЛОГИЯ И РАЗВИТИЕ ЦВЕТКА И ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ *TOFIELDIA PUSILLA* (*TOFIELDIACEAE*)

M. V. REMIZOWA, D. D. SOKOLOFF, L. A. MOSKVICHEVA.
MORPHOLOGY AND DEVELOPMENT OF FLOWER
AND SHOOT SYSTEM IN *TOFIELDIA PUSILLA* (*TOFIELDIACEAE*)

[1] Московский государственный университет
Кафедра высших растений, биологический факультет
119992 Москва
Факс (095) 939-18-27
E-mail: remizowa@herba.msu.ru
[2] Кандалакшский государственный заповедник
184040 Мурманская область, Кандалакша, ул. Линейная, 35

Поступила 30.12.2004

Tofieldia и близкие роды традиционно относили к *Liliaceae* или, при более узком понимании семейств, к *Melanthiaceae*. Эти растения считали примитивными представителями лилиоидных однодольных, в частности из-за своеобразного строения гинецея, который нередко признавали апокарпным. Данные молекулярной систематики позволили отнести *Tofieldiaceae* к пор. *Alismatales*. В статье обобщены оригинальные и литературные данные о морфологии и деталях развития цветка и побеговой системы одного из критических представителей *Tofieldiaceae* — *Tofieldia pusilla*. Подтверждено мнение о ценокарпии гинецея у *Tofieldia*. Некоторые морфологические особенности *Tofieldia* согласуются с включением сем. *Tofieldiaceae* в пор. *Alismatales*.

Ключевые слова: цветок, подчашие, гинецей, листорасположение, предлист, развитие, эволюция, *Tofieldiaceae*, *Alismatales*.

Исследования последних десятилетий, в том числе выполненные с привлечением молекулярно-филогенетических данных, заставили окончательно отказаться от очень широкой трактовки сем. *Liliaceae*, принятой в системе A. Engler (1888) и во многих других сводках. Широкое понимание этого семейства было во многом основано на едином плане строения цветка у его представителей. Современные данные, указывающие на необходимость дробной трактовки семейств, говорят и о гораздо большей, чем предполагали ранее, эволюционной лабильности признаков цветка у однодольных растений. Весьма актуально на новом уровне знаний переосмыслить данные по сравнительной морфологии цветка растений, которые ранее относили к лилейным. Анализ литературы показывает, что накопленных морфологических данных для этого пока недостаточно. Особенно фрагментарны данные по развитию цветка, которые мы хотим отчасти восполнить в этой работе. Помимо цветка, мы анализировали соцветие и побеговую систему в целом, что позволяет получить более целостную картину и, в частности, определить характер ориентации частей цветка.

Предлагаемая работа посвящена представителю небольшого сем. *Tofieldiaceae* — одного из наиболее загадочных семейств, выделенных из состава лилейных. Согласно молекулярно-филогенетическим данным, его следует помещать в пор. *Alismatales* рядом с сем. *Araceae*. Растения, относимые к *Tofieldiaceae*, и ранее привлекали внимание ботаников главным образом из-за своеобразного строения гинецея, в котором видели черты глубокой примитивности. A. Takhtajan (1997) начинает изложение системы однодольных с этого семейства.

В составе сем. *Tofieldiaceae*, кроме *Tofieldia* Huds., принято выделять еще два рода — *Harperocallis* McDaniel и *Isidrogalvia* Ruiz et Pavon (см., например: Zomlefer, 1997, 1999). Некоторые авторы предлагают выделять из состава *Tofieldia* s. l. роды *Pleea* Michx. и *Triantha* (Nutt.) Baken и принимать в составе семейства 5 родов (Paker, 1993; Тахтаджян, 1994; Takhtajan, 1997).

Все представители сем. *Tofieldiaceae* — многолетние корневищные травы с прикорневой розеткой мечевидных листьев, обитающие во влажных (болотистых) местообитаниях. Соцветия большинства тофилдиевых — кисти разнообразного строения, кроме *Harperocallis*, цветки которого одиночные, терминальные. Цветки трехчленные, актиноморфные; околоцветник состоит из 6 листочков в двух кругах; тычинок 6 (*Tofieldia* s. str., *Triantha*, *Harperocallis*, *Isidrogalvia*) или 9 (*Pleea*) в двух кругах; гинецей из 3 плодолистиков (Тахтаджян, 1982; Dahlgren et al., 1985; Zomlefer, 1997; Takhtajan, 1997).

Важнейшим диагностическим признаком *Tofieldiaceae* является наличие на цветоножке особого образования, так называемого подчашия. Термин «подчашие» не совсем удачный, так как у всех представителей семейства околоцветник простой, и, следовательно, чашечка отсутствует. В иностранной литературе для этой структуры принято использовать термин «calyculus». Обычно подчашие состоит из 3 листочков, чередующихся с листочками околоцветника наружного круга. У большинства представителей рода *Tofieldia* s. l. листочки подчашия срастаются в трубку, тогда как у представителей родов *Isidrogalvia* и *Harperocallis* они полностью свободны (Cruden, 1991; Zomlefer, 1997).

Tofieldia pusilla (Michx.) Pers. по некоторым признакам сильно отличается от остальных представителей рода. Некоторые авторы считают, что подчашие у этого вида отсутствует (например, Леонова, 1966; Цвелёв, 1979), и цветки прикрыты лишь хорошо развитой трехлопастной брактеей; это позволило выделить вид в отдельную секцию *Unibracteatae* Leonova. Другие авторы придерживаются мнения, что подчашие у *T. pusilla* имеется, но в отличие от других представителей рода цветки *T. pusilla* не имеют брактей (см.: Remizova, Sokoloff, 2003). По строению гинецея *T. pusilla* выделяется не только среди остальных видов рода *Tofieldia*, но и среди многих других представителей сем. *Tofieldiaceae*. По данным S. Eie (1972), гинецей *T. pusilla* можно рассматривать как апокарпный и состоящий из раскрытых, возвышающихся на ножках плодолистиков (см. также: Тахтаджян, 1982; Takhtajan, 1997). Степень открытости плодолистиков такова, что соприкасаясь краями в средней части, они формируют одногнездную завязь. У большинства остальных представителей семейства плодолистики замкнутые, а гинецей варьирует от гемисинкарпного из почти свободных плодолистиков (*Pleea*) до синкарпного, в котором они срослись по всей длине вплоть до рылец (*Isidrogalvia*) (Utech, 1978; Sterling, 1979). Мы считаем важным изучить особенности строения и развития соцветий и цветков именно у *T. pusilla* как у критического представителя сем. *Tofieldiaceae*.

Материал и методика

Материал был собран в естественных местообитаниях в Мурманской обл. и Карелии (см. таблицу) и зафиксирован в 70%-м спирте или фиксаторе FAA . При приготовлении препаратов для изучения под сканирующим электронным микроско-

Происхождение изученного материала

Место сбора	Дата	Собрал
Карелия, Лоухский р-н, окр. станции Пояконда, ББС МГУ	28.07.2002	Е. Н. Бубнова
Карелия, ББС МГУ	17.07.2000 16—17.07.2002	М. В. Ремизова
Мурманская обл., Кандалакшский р-н, материковое побережье против о-ва Ряшков	7.06.2002 15.06.2002 25.06.2002 7.07.2002 14.07.2002 24.07.2002 5.08.2002	Л. А. Москвичева
Мурманская обл., Кандалакшский р-н, Домашние тундры	15.06.2001	М. Ю. Плец
Мурманская обл., Кандалакшский р-н, между Кандалакша и Княжая	14.06.2001	Л. А. Москвичева
Мурманская обл., Кандалакшский р-н, дер. Ковда	Август 2001	Е. Г. Петраш и др.
Мурманская обл., Хибины в окр. г. Кировска	9.06.2001 13.06.2001	В. А. Костина
Карелия, ББС МГУ	10.06.2003	А. Д. Виталь
Карелия, ББС МГУ	12.06.2003	Е. Н. Бубнова
Карелия, ББС МГУ	16.07.2003	М. В. Ремизова

пом отпрепарированные части развивающихся соцветий и цветков для удаления остатков воды последовательно помещали в спирты возрастающей концентрации (96%-й, 100%-й спирт в двукратной повторности, материал выдерживали в течение 1 ч) и 100 % ацетон в двукратной повторности. Изучаемые части растений были высушены при критической точке в Межфакультетской лаборатории электронной микроскопии МГУ. После сушки материал изучали по стандартной методике на сканирующих электронных микроскопах HITACHI S-405A и Camscan 4DV в той же лаборатории. Напыление материала проводили тяжелыми металлами (Au, Ag, Pt, Pd в различных комбинациях).

Результаты исследования

Характеристика побеговой системы и ее формирование

T. pusilla — небольшое длиннокорневищное, розеткообразующее многолетнее растение с симподиальным возобновлением побегов. За исключением предлистьев, все листья имеют развитые пластинки. Базальные листья двурядные, линейные, унифациальные, мечевидные, с небольшими влагалищами, без язычка. Каждый год на растении развивается 1 терминальное неразветвленное соцветие.

Большинство побегов дициклические, розеточные или полурозеточные. За чешуевидным двукилевым предлистом следуют 6—10 двурядных листьев базальной розетки. Все они имеют линейную унифациальную мечевидную пластинку и короткое бифациальное влагалище; язычка нет. Дистальная удлиненная часть побега, завершающаяся эбрактеозной кистью, обычно неолиственная (цветонос), но иногда в ее нижней и (или) средней части развиваются 1—2 небольших листа без влага-

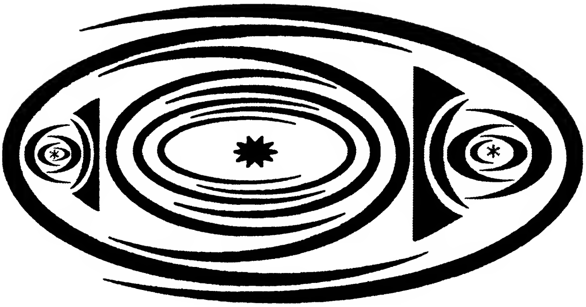


Рис. 1. Диаграмма типичного варианта строения побеговой системы *Tofieldia pusilla*.

Круглыми скобками отмечены мечевидные ассимилирующие листья, килеватыми скобками — предлистья, черной звездочкой — соцветие текущего года, маленькими звездочками — соцветия следующего года.

лища и с бифациальной вдоль сложенной пластинкой. В пазухе практически всех листьев розетки закладывается по одной пазушной почке, которая к осени содержит зачатки предлиста и 3—7 розеточных листьев. Из всех пазушных почек только 1—3, расположенные в основании или в середине розеточной части побега, на следующий год развиваются в дочерние побеги.

При дальнейшем развитии дочерних побегов весной происходит разворачивание из почек заложившихся прошлой осенью листьев розетки и продолжается процесс образования новых унифациальных листьев. Кроме этого, апекс может образовать еще 1—2 зачатка бифациальных листьев, но, как правило, он сразу приступает к формированию соцветия. К очередной осени оно оказывается почти полностью сформированным. На 2-й год цветонос вытягивается, соцветие выносится над розеткой унифациальных листьев, цветки увеличиваются в размерах, вытягиваются их цветоножки и в начале—середине июля наступает цветение. В области соцветия междоузлия главной оси удлиняются неравномерно, часть из них остается укороченной, поэтому цветки выглядят собранными в мутовки.

Наряду с дициклическими у *T. pusilla* отмечены и полициклические побеги. Как правило, в первые годы жизни они имеют несколько удлиненные междоузлия (3—7 мм) и формируют удлиненные корневища. После зацветания полициклического побега в пазухах листьев последних 1—2 лет часто развиваются 1—3 дициклических побега, в результате чего формируется компактная группа побегов.

У всех изученных растений на боковых побегах двукилевой предлист и первый лист розетки находятся в адаксиальном положении (рис. 1).

Строение цветков и соцветий

Цветки *T. pusilla* в целом сходны с цветками других представителей *Tofieldiaceae*. Они актиноморфные, трехчленные с 6 листочками околоцветника в двух кругах, 6 тычинками в двух кругах и гинецеем из 3 плодолистиков (рис. 2). Тычинки с длинными, широкими нитями, основание тычиночной нити почти такой же ширины, как основание листочка околоцветника, к которому тычинка прикрепляется. Листочки околоцветника и тычинки почти полностью свободные, трубка околоцветника практически не развита (рис. 2).

По нашим данным, плодолистики *T. pusilla* срастаются в ценокарпный гинецей (табл. I, *3—5*). Нижняя, меньшая, зона плодолистика пельтатная, верхняя — пликатная. Семязачатки расположены в пликатной зоне. Плодолистики свободны

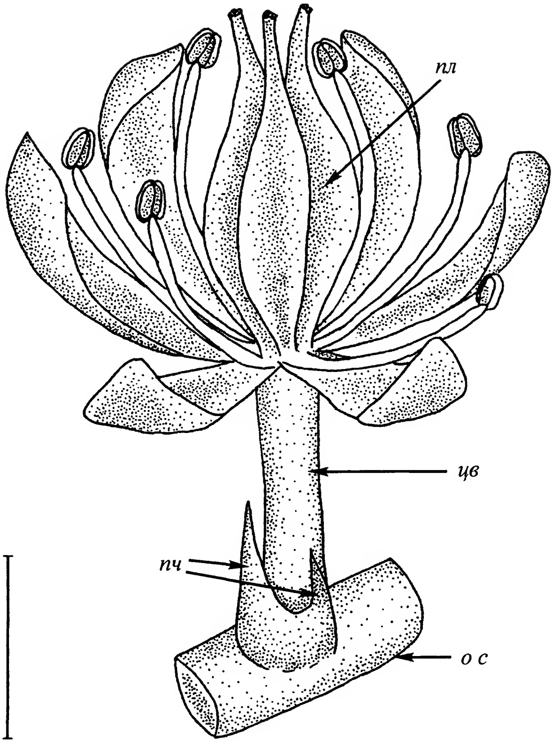


Рис. 2. Общий вид цветка *Tofieldia pusilla*.

пч — подчашие, *пл* — плодолистик, *о с* — ось соцветия, *цв* — цветоножка. Масштабная линейка — 1 мм.

в основании и в области стилодиев. Рыльца верхушечные с развитыми папиллами. В молодых цветках стилодии и рыльца соприкасаются друг с другом (табл. I, *2*), на более поздней стадии рыльца отогнуты назад так, что видны брюшные швы плодолистиков (табл. I, *6*). Симпликатная зона гинецея в нижней и средней части 1-гнездная, а в верхней, стерильной, части — 3-гнездная. В пельтатной, не содержащей семязачатков, зоне гинецея завязь всегда 3-гнездная.

Несколько семязачатков прикреплены к субмаргинальной плаценте в один ряд. Семязачатки анатропные, битегмальные, с небольшим выростом на халазальном конце. Семязачатки, по терминологии P. Endress (1994), синтропные, т. е. они загибаются в ту же сторону, что и край плодолистика. Микропиле обращено в сторону от брюшного шва и расположено очень близко к месту отхождения семяножки так, что оно почти касается плаценты.

Плод — септицидная коробочка, которая созревает в августе. Листочки околоцветника и тычиночные нити остаются при плоде. Нередко коробочки достаточно долгое время остаются невскрывшимися, и даже летом следующего года можно встретить растения с невысыпавшимися семенами.

Соцветие *T. pusilla* — эбрактеозная открытая кисть. Подчашие располагается при основании цветоножки так, что между подчашием и собственно цветком имеется удлиненное междоузлие (рис. 2). Листочки подчашия, как и у всех других представителей семейства, чередуются с листочками околоцветника наружного круга (табл. I, *7*), но боковые листочки смещены в трансверсальную плоскость. Структура подчашия *T. pusilla* отличается от таковой у остальных видов рода и сильно варьирует (см. подробнее: Remizova, Sokoloff, 2003). В типичном случае боковые листочки подчашия срастаются с медианным, оставаясь свободными относительно друг друга. Подчашие имеет вид разомкнутой с адаксиальной стороны цветоножки трубки, на которой развиты 3 зубца, средний из которых, как правило, шире и длиннее боковых. Иногда все 3 листочка подчашия срастаются между собой, и подчашие имеет вид полностью замкнутой трубки с тремя зубцами почти одинакового размера. Этот вариант структуры подчашия напоминает таковой у остальных представителей рода *Tofieldia*. Очень редко у *T. pusilla* листочки подчашия полностью свободны, как и у представителей родов *Isidrogalvia* и *Harperocallis*.

Развитие цветков и соцветий

К середине июля за год до цветения в цветке уже хорошо различимы все органы, а в августе цветки оказываются почти полностью сформированными. Брактеи не закладываются. Цветки закладываются акропетально на оси соцветия как полусферические примордии (табл. II, *1*). Первым на примордии цветка с абаксиальной стороны закладывается единый примордий подчашия (табл. II, *1*, *2*). Вскоре после заложения он становится подковообразным, на нем становятся заметны 3 примордия зубцов подчашия, причем первым появляется медианный зубец (табл. II, *3—5*). В редких случаях листочки подчашия могут закладываться отдельными примордиями. Трубка подчашия очень короткая, она образуется путем интеркалярного «зонального роста» (см.: Tucker, 1987) под основаниями примордиев листочков подчашия. Зональной меристемой продуцируются расположенные друг над другом клеточные слои, что приводит к увеличению длины трубки. В типичном случае трубка подчашия разомкнута с адаксиальной стороны (рис. 2). Реже трубка замкнута, т. е. зональная меристема представляет собой кольцо. Разные варианты развития подчашия отмечены не только в пределах одной популяции, но и в пределах одного соцветия.

Листочки околоцветника и тычинки в ряде случаев закладываются общим РА-примордием.[1] РА-примордии листочков околоцветника и тычинок наружного круга чередуются с примордиями листочков подчашия. После формирования подчашия сначала закладываются РА-примордии наружного и затем очень быстро вслед за ними — РА-примордии внутреннего круга.

РА-примордий разделяется на примордий тычинки и примордий листочка околоцветника. Примордии листочков околоцветника уплощаются, удлиняются, и на более поздних стадиях молодые листочки околоцветника наружного круга вместе с подчашием закрывают формирующиеся тычинки и гинецей. Примордии тычинок увеличиваются в размере, формируются связник, теки и на последних этапах развития — тычиночная нить.

Листочки околоцветника и тычинки могут закладываться и отдельными примордиями. В этом случае почти одновременно закладываются тычинки наружного круга и листочки околоцветника внутреннего круга, так как формирование примордия тычинки происходит почти сразу же за формированием примордия листочка околоцветника.

Полусферические примордии плодолистиков закладываются, чередуясь с примордиями тычинок внутреннего круга. Вскоре после возникновения примордии плодолистиков становятся подковообразными и начинают удлиняться (табл. II, *6—8*).

---

[1] PA (= perigonium + androceum)-примордий, по аналогии с CA (= corolla + androceum)-примордием термин, который используется для описания заложения лепестков и тычинок общим примордием у некоторых *Helobiae* (см., например: Posluszny, Charlton, 1993).

Верхняя удлиняющаяся часть становится пликатной, после формирования пликатной части в основании плодолистика формируются пельтатная часть и ножка. В пликатной части на краях плодолистика формируется плацента с семязачатками (табл. I, *2*, *3*). У семязачатков сначала развивается внутренний интегумент, затем — наружный. Семязачатки изначально прямые (табл. I, *1*), затем вследствие неравномерного роста становятся анатропными (табл. I, *2*), позже с халазального конца на них формируется вырост.

Плодолистики долгое время остаются свободными и открытыми (табл. II, *8*). Образование ценокарпного гинецея происходит на самых поздних этапах развития (часто растения зимуют со свободными плодолистиками). Формируя ценокарпный гинецей, плодолистики остаются открытыми (табл. I, *2*, *3*). Цветки сидячие почти во время всего развития, удлинение цветоножки происходит непосредственно перед цветением.

Обсуждение

Традиционно роды сем. *Tofieldiaceae* относили к сем. *Liliaceae* (подсем. *Melanthioideae*) (например, Engler, 1888; Melchior, 1964; Cronquist, 1988) или к сем. *Melanthiaceae* (триба *Tofieldieae*) (например, Utech, 1978; Тахтаджян, 1982, 1987; Dahlgren et al., 1985). До сравнительно недавнего времени в трибу *Tofieldieae* было принято включать некоторые другие роды, например *Narthecium* Huds., теперь относящиеся к сем. *Nartheciaceae*, или наоборот, роды, входящие в трибу *Tofieldieae*, помещали в состав широко понимаемой трибы *Narthecieae* (см.: Utech, 1978; Zomlefer, 1997). Дальнейшие исследования выявили, что виды *Tofieldieae* s. str. представляют собой монофилетическую группу и достаточно далеки от других представителей сем. *Melanthiaceae* s. l. (см.: обзор в работе Zomlefer, 1997). Это позволило повысить ранг изучаемой группы до семейства — *Tofieldiaceae* (Тахтаджян, 1994). Это семейство было включено в пор. *Melanthiales* подкласса *Liliidae* (Takhtajan, 1997). W. Zomlefer (1997) принимает выделение сем. *Tofieldiaceae* и предлагает помещать его в особый пор. *Tofieldiales* подкласса *Liliidae* (Zomlefer, 1999; см. также: Reveal, Zomlefer, 1998). R. Thorne (2002) принимает пор. *Nartheciales*, объединяющий *Nartheciaceae* и *Tofieldiaceae*.

Данные молекулярной систематики заставили существенно пересмотреть всю систему однодольных, в том числе и положение *Tofieldiaceae* (Chase et al., 2000; APG II, 2003; Chase, 2004). Согласно этим данным, *Acorus* (*Acoraceae*, *Acorales*) формирует сестринскую группу по отношению ко всем прочим однодольным. Следующая клада, отделяющаяся от молекулярно-филогенетического древа однодольных — пор. *Alismatales* s. l., включающий семейства *Araceae* и *Tofieldiaceae*, а также группу *Helobiae* (подкласс *Alismatidae* в системе А. Л. Тахтаджяна). Сем. *Nartheciaceae* в системе APG II (2003) помещено в неродственный *Alismatales* пор. *Dioscoreales*.

По строению листа, побеговой системе и жизненной форме *T. pusilla*, как и другие представители рода *Tofieldia* и сем. *Tofieldiaceae*, наиболее сходна с *Narthecium*, но проявляет определенное сходство и с некоторыми представителями *Alismatales* s. l. и *Acorales*. Как *Acorus*, так и многие представители *Alismatales* s. l. имеют двурядное листорасположение. По строению листа *Tofieldia* достаточно близка к *Acorus*. Однако у *Acorus*, как и у многих *Alismatales* (в том числе у всех представителей группы *Helobiae*), в пазухах листьев имеются так называемые внутривлагалищные чешуйки, чего не наблюдается у представителей рода *Tofieldia*. У большинства родов сем. *Araceae* пазушные чешуйки, как и у *Tofieldia*, отсутствуют, но представители семейства имеют обычно черешковые листья с широкими листовыми пластинками. Широкие листовые пластинки достаточно редки у однодольных растений, однако часто встречаются у представителей пор. *Alismatales* s. l., куда предложено помещать *Tofieldia*. Видимо, *Tofieldia* — единственный представитель этого порядка с унифациальными мечевидными листьями. Следует отметить, что мечевидные листья появлялись неоднократно в ходе эволюции однодольных и встречаются у представителей далеко не родственных по отношению к *Tofieldia* таксонов (см.: Rudall, Buzgo, 2002).

Важное отличие *Tofieldia* от *Narthecium* — ориентация второго листа на боковом побеге. У *Tofieldia* и предлист, и следующий за ним лист занимают адаксиальное или почти адаксиальное положение (ранее это было показано для *T. calyculata* — Rüter, 1918). Интересно, что сходный с *Tofieldia* характер листорасположения на боковых побегах выявлен у *Calla palustris* из родственного *Tofieldiaceae* сем. *Araceae* (Рудский, Титова, 2004).

Наличие подчашия на цветоножке — важнейший диагностический признак *Tofieldiaceae*. У видов секции *Tofieldia* подчашие расположено непосредственно под цветком, у *T. pusilla* (секция *Unibracteatae*) оно находится у основания цветоножки, и наружные листочки околоцветника отделены от подчашия удлиненным междоузлием. Листочки подчашия чередуются с листочками околоцветника наружного круга, что, по мнению некоторых авторов (Leinfellner, 1963), позволяет рассматривать его как дополнительный круг околоцветника. В этом случае подчашие представителей *Tofieldiaceae* можно было бы признать гомологом чашечки цветков представителей группы *Helobiae* с двойным околоцветником. Как с листочками подчашия у *Tofieldia*, так и с чашелистиками у *Helobiae* не ассоциированы тычинки, что в целом необычно для однодольных растений. Однако у *Tofieldia* имеются 2 круга элементов околоцветника, с которыми ассоциированы тычинки, а не один, как у тех *Helobiae*, которые имеют двойной околоцветник. Главный аргумент против признания подчашия дополнительным кругом околоцветника состоит в том, что у изученной нами *T. pusilla* и у *Pleea tenuifolia* (см.: Utech, 1978) выше места прикрепления подчашия находится удлиненное междоузлие, хотя, по нашим данным, у *T. pusilla* его рост происходит непосредственно перед цветением. Несомненно, подчашие обладает некоторыми признаками элементов околоцветника (и очень похоже на чашечку представителей *Helobiae* с двойным околоцветником), но его невозможно рассматривать как «полноправную» часть цветка. Подобная неопределенность в отношении принадлежности органа к «цветку» или «соцветию» существует и у некоторых *Helobiae* (Posluszny, Charlton, 1993).

Некоторые авторы рассматривают подчашие как один трехлопастной прицветничек (брактеоль) или 3 сросшихся прицветничка (Utech, 1978; Zomlefer, 1997). Такая интерпретация противоречит устройству соцветия у одного из родов *Tofieldiaceae* — *Harperocallis*. Единственный терминальный цветок *Harperocallis* обладает подчашием (Zomlefer, 1997), хотя прицветнички, по определению, могут присутствовать только на боковых осях (Лотова, 2000) и случаи присутствия на цветоножке 3 прицветничков очень редки.

Можно предположить, что листочки подчашия — это брактеи 3 редуцировавшихся цветков, а исходным типом соцветия у *Tofieldia* была кисть из четырехцветковых плейохазиев (с одним терминальным и тремя пазушными цветками). Для сравнения у представителей *Alismataceae* брактеи в цимозном соцветии собраны в круги по 3. Основной формой соцветия *Hydrocharitaceae* является соцветие с двумя супротивными брактеями (Posluszny, Charlton, 1993); у *Elodea* эти брактеи срастаются и образуют покрывало (Dahlgren et al., 1985), которое несколько напоминает подчашие у *Tofieldiaceae* (Remizova, Sokoloff, 2003). Но в отличие от *Tofieldiaceae* у *Hydrocharitaceae* в пазухах лопастей покрывала могут располагаться боковые оси соцветия. В разветвленных соцветиях (кисти из дихазиев) некоторых представителей рода *Tofieldia* — *T. glutinosa*, *T. racemosa* (секция *Triantha*) — в пазухах подчашия цветки не обнаружены (Remizova, Sokoloff, 2002).

В отличие от подчашия видов типовой секции подчашие *Tofieldia pusilla* имеет обычно билатеральную, а не радиальную структуру и производит впечатление брактеи благодаря свободным друг от друга боковым лопастям и тому, что оно находится у основания цветоножки. Некоторые авторы (например, Цвелёв, 1979) описывают подчашие *T. pusilla* как трехлопастную брактею, гомологичную цельной брактее видов типовой секции (т. е. подчашие отсутствует). Спектры структурных типов подчашия, выявленные нами у *T. pusilla* и *T. coccinea* (секция *Tofieldia*), заметно перекрываются (Ремизова, 2004). Различия между видами по структуре подчашия сводятся не к наличию у каждого из видов свойственного ему типа структуры, а к существенно различной частоте встречаемости разных структурных типов у каждого из видов. Это позволяет нам признать подчашия *T. pusilla* и *T. coccinea* гомологичными друг другу. Наконец, был выявлен случай, когда на цветоножке одного из цветков *T. pusilla* находился двулопастной предлист, расположенный ниже места прикрепления подчашия (Remizova, Sokoloff, 2003). Все вместе это доказывает, что подчашие *T. pusilla* принадлежит боковой оси и не может рассматриваться как брактея существующего цветка.

Известно, что наличие дополнительных филломов на цветоножке (прицветничков, листочков подчашия) определенным образом влияет на ориентацию цветка относительно материнской оси. Эти признаки могут иметь некоторое таксономическое значение (Eichler, 1875; Engler, 1888; Rudall, Bateman, 2004; Remizowa et al., 2005). Так, у однодольных с прицветничком на цветоножке цветок ориентирован таким образом, что один из внутренних листочков околоцветника находится напротив прицветничка. Это можно наблюдать у видов рода *Narthecium*, представителей сем. *Petrosaviaceae* (*Petrosavia* и *Japonolirion*) (Remizowa et al., 2005), а также, например, у *Lilium* (Greller, Matzke , 1970). Положение прицветничка варьирует от трансверсального до почти адаксиального, соответственно меняется и ориентация цветка относительно материнской оси. В том случае, если прицветнички отсутствуют, один из листочков околоцветника наружного круга занимает медианное абаксиальное положение, как у *Veratrum* и многих других лилиоидных однодольных. В отличие от большинства однодольных медианный листочек наружного круга околоцветника *Tofieldia* из-за наличия листочков подчашия на цветоножке занимает адаксиальное положение. Следует отметить, что при этом у *Tofieldia* вариации в структуре подчашия мало влияют на строение и ориентацию цветка относительно оси (Ремизова, 2004). Сходная с *Tofieldia* ориентация цветка отмечена у тех представителей близкородственного по молекулярным данным сем. *Araceae*, которые имеют трехчленные цветки (Buzgo, 2001), и у представителей неродственного сем. *Eriocaulaceae* (Hamann, 1964). Однако у представителей этих семейств дополнительных филломов на цветоножке не обнаружено.

Настоящая брактея (кроющий лист цветка) у *T. pusilla* отсутствует, но подчашие по своему положению и структуре похоже на брактеи других видов рода. Есть черты сходства и в развитии этих структур. Все 3 листочка подчашия *T. pusilla* обычно закладываются единым примордием с абаксиальной стороны развивающегося цветка. На этом примордии затем появляется более крупный примордий медианного зубца подчашия, а вслед за ним — небольшие примордии боковых зубцов.

На начальных стадиях развития единый абаксиальный примордий подчашия практически невозможно отличить от примордия брактеи у изученного вида типовой секции (Remizowa, 2003). Крупный медианный листочек подчашия *T. pusilla* прикрывает развивающийся цветок как брактея. Подобная ситуация наблюдается у *Acorus*, *Juncaginaceae* (например, у *Triglochin maritimum*), *Aponogetonaceae* и некоторых видов *Potamogeton* (Posluszny, Sattler, 1973; Buzgo, Endress, 2000; Buzgo, 2001; Buzgo et al., 2005), у которых медианный абаксиальный листочек наружного круга имеет некоторые признаки брактеи — закладывается первым и на ранних стадиях развития часто полностью закрывает формирующийся бутон. Во взрослом цветке этот листочек околоцветника ничем не отличается от остальных. Подобная структура сочетает признаки листочка околоцветника и брактеи и, возможно, является комплексным органом. Такие структуры, сочетающие черты брактеи и соответствующего листочка околоцветника, вероятно, являются результатом наложения программ развития этих двух структур (о подобных явлениях см., в частности: Лодкина, 1983). У *T. pusilla*, по всей вероятности, имеется комплексный орган, сочетающий признаки брактеи и медианного листочка подчашия. Образование гибридных структур, как правило, коррелирует с асинхронностью заложения элементов цветка (например, у *Triglochin maritimum* и *Acorus*), чего не наблюдается у *T. pusilla*.

Тесная структурная и морфологическая связь листочков околоцветника и противолежащих им тычинок *Tofieldia* характерна для многих однодольных (Endress, 1995), в том числе и для представителей *Helobiae*, *Araceae* и *Acoraceae* (Singh, Sattler, 1972, 1974; Posluszny, 1983; Posluszny, Charlton, 1993, 2000; Buzgo, 2001). В цветках этих растений заметны не столько круги элементов околоцветника и андроцея, сколько чередующиеся пары листочков околоцветника (лепестков) + тычинка (тычинки). Это неоднократно давало повод для признания цветков представителей группы *Helobiae*, особенно цветков *Triglochin* и *Potamogeton*, псевдантиями (см. обзоры: Posluszny, Charlton, 1993, 2000; Мавродиев, Соколов, 1998; Rudall, 2003). «Цветок» *Triglochin* в этом случае, возможно, состоит из 6 мужских цветков, представленных одной тычинкой и кроющим листом, и (1—6) женских цветков. Цветок *Tofieldia* также можно было бы признать псевдантием, так как листочки околоцветника и тычинки срастаются основаниями и могут развиваться из общих примордиев, а при внимательном рассмотрении можно обнаружить, что в цветке чередуются пары листочек околоцветника + тычинка, а не круги этих органов. Но если принять эту точку зрения, то, вероятно, цветки всех однодольных придется рассматривать как псевдантии (например, Burger, 1977, цит. по: Dahlgren et al., 1985). Поэтому мы предпочитаем рассматривать цветки *Tofieldia* и большинства других представителей *Alismatales* s. l. именно как цветки, а не как псевдантии (см. также: Endress, 1995).

По строению гинецея *Tofieldia* ближе всего к *Petrosavia* и *Japonolirion* (*Petrosaviaceae*). Эти растения вместе с *Tofieldia* и *Narthecium* ранее помещали в сем. *Melanthiaceae* (Тахтаджян, 1982). В системе APG II (2003) сем. *Petrosaviaceae* выделено в особый порядок. Большая часть плодолистика (или весь плодолистик) у *Tofieldia*, *Petrosavia* и *Japonolirion* — пликатная, семязачатки располагаются вдоль краев плодолистика в один ряд, синтропные. У *Tofieldia*, *Petrosavia* и *Japonolirion* обнаружен один и тот же тип нектарников, который коррелирует со свободными при основании плодолистиками (Rudall, 2002). Гинецей *Petrosavia* и *Japonolirion*, как и гинецей *Tofieldia*, неоднократно признавали почти апокарпным. Считается, что плодолистики *Tofieldia* если и срастаются, то только в пельтатной зоне (Eie, 1972; Utech, 1978, см. также: Тахтаджян, 1982; Takhtajan, 1997; Igersheim et al., 2001), а в пликатной зоне — просто плотно прилегают друг к другу. Синтропные семяпочки, по мнению P. Endress (1994), коррелируют со свободными плодолистиками. Плодолистики *Tofieldia* действительно свободны в течение большей части времени развития. Однако в конце концов они срастаются постгенитально в области завязи, как это иногда отмечали и ранее (например, Sterling, 1979). Представления об апокарпии у *Japonolirion* и *Petrosavia* также не подтверждаются (например, Rudall, 2002).

Трудности в определении типа гинецея у *Tofieldia* и некоторых других примитивных однодольных возникают, по-видимому, из-за позднего срастания плодолистиков. У многих однодольных при формировании синкарпного гинецея из плодолистиков с выраженной пликатной частью сначала зарастает брюшной шов плодолистиков и только после этого плодолистики срастаются между собой боковыми поверхностями. Плодолистики *T. pusilla*, как и у изученных ранее видов *T. calyculata* (Baum, 1948, цит. по: Sterling, 1979; van Heel, 1988) и *T. coccinea* (Remizowa, 2003), срастаются постгенитально, но при этом у *T. pusilla* сам плодолистик остается открытым (брюшной шов не зарастает), а края соседних плодолистиков срастаются между собой, в результате формируется паракарпный в фертильной области гинецей.

Как и у *Tofieldia*, плодолистики большинства *Helobiae* закладываются отдельными примордиями. В зрелом состоянии они могут либо тесно прилегать друг к другу либо срастаются постгенитально. У большинства видов *Helobiae* с двойным околоцветником, за исключением *Alismataceae*, плодолистики полностью пликатные (Posluszny, Charlton, 1993). У представителей *Helobiae* с простым околоцветником — *Scheuchzeriaceae*, *Potamogetonaceae*, *Ruppiaceae*, *Zosteraceae* и др. — плодолистики в своем развитии проходят пельтатную стадию, причем в этих семействах пликатная часть плодолистика формируется позже, чем пельтатная, или вовсе отсутствует (Posluszny, Charlton, 1993; Soross-Potruff, Posluszny, 1994, 1995, и др.). У *Tofieldia* первой возникает пликатная, а не пельтатная зона плодолистика. Таким образом, по архитектуре плодолистика *Tofieldia* занимает как бы промежуточное положение между несомненно родственными друг другу «тепалоидными» и «петалоидными» *Helobiae*.

У *Acorus* и *Araceae* (Buzgo, Endress, 2000; Buzgo, 2001), как и у *Tofieldia*, пельтатная часть плодолистика развивается после пликатной. Отличия состоят в том, что плодолистики *Acorus* и представителей *Araceae* срастаются конгенитально, а семязачатки, антитропные по терминологии Endress (1994), располагаются в синасцидиатной области гинецея.

В заключение можно сказать, что по некоторым признакам (например, строение побеговой системы и гинецея) *Tofieldia* очень близка к некоторым примитивным представителям бывшего сем. *Melanthiaceae* — *Japonolirion*, *Petrosavia*, *Narthecium*. Однако другие признаки говорят в пользу недавно признанного по данным молекулярной систематики сближения *Tofieldiaceae*, *Acoraceae*, *Araceae* и группы *Helobiae*. Вероятно, сходство *Tofieldia* с *Japonolirion*, *Petrosavia* и *Narthecium* следует отнести к симплезиоморфиям или проявлению параллелизмов в морфологической эволюции.

Благодарности

Мы благодарны P. J. Rudall, А. К. Тимонину, M. Buzgo и В. В. Чубу за полезное обсуждение многих положений этой работы, Е. В. Бубновой, А. Д. Виталь, В. А. Костиной, М. Ю. Плецу, Е. Г. Петраш за помощь в сборе материала, А. С. Корякину за содействие в работе. Нам приятно выразить признательность сотрудникам Межкафедральной лаборатории электронной микроскопии МГУ Г. Н. Давидовичу, А. Г. Богданову, Н. А. Звонковой.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (03-04-48427) и президента Российской Федерации для поддержки ведущих научных школ (НШ-18.98.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Леонова Т. Г. Классификация видов *Tofieldia* Huds. флоры СССР // Новости систематики высших растений. 1966. С. 36—37.

Лодкина М. М. Особенности морфологической эволюции растений, связанные с их онтогенезом // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. С. 239—253.

Лотова Л. И. Морфология и анатомия высших растений. М., 2000. 526 с.

Мавродиев Е. В., *Соколов Д. Д.* О морфологии европейских видов семейств *Zannichelliaceae*, *Ruppiaceae*, *Potamogetonaceae* и *Zosteraceae* // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 5. С. 49—60.

Ремизова М. В. Морфология подчашия (calyculus) у видов рода *Tofieldia* (*Tofieldiaceae*) // Тез. докл. XI Межд. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2004». Секция «Биология». М., 2004. С. 132—133.

Рудский И. В., *Титова Г. Е.* Сравнительный анализ филлотаксиса на начальных этапах развития главного и бокового побегов у *Calla palustris* L. (*Araceae* Juss.) // Матер. X школы по теоретической морфологии растений, Конструкционные единицы в морфологии растений (Киров, 2—8 мая 2004 года). Киров, 2004. С. 212—213.

Тахтаджян А. Л. Семейство Мелантиевые (*Melanthiaceae*) // Жизнь растений. Т. 6. М., 1982. С. 50—69.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 438 с.

Тахтаджян А. Л. Новые семейства однодольных // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 65—66.

Цвелёв Н. Н. Род 1. Тофильдия — *Tofieldia* Huds. // Флора европейской части СССР. Т. 4. Л., 1979. С. 205—206.

APG II. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 141. P. 399—436.

Buzgo M. Flower structure and development of *Araceae* compared with alismatids and *Acoraceae* // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 136. P. 393—425.

Buzgo M., *Endress P. K.* Floral structure and development of *Acoraceae* and its systematic relationships with basal angiosperms // Int. J. Pl. Sci. 2000. Vol. 161. P. 23—41.

Buzgo M., *Soltis D. E.*, *Soltis P. S.* et al. Perianth development in the basal monocot *Triglochin maritima* // Aliso. 2005 (in press).

Chase M. W., *Soltis D. E.*, *Soltis P. S.* et al. Higher-level systematics of the monocotyledons: An assessment of current knowledge and a new classification // K. L. Wilson, D. A. Morrison (eds). Monocots: systematics and evolution. Melbourne, 2000. P. 3—16.

Chase M. W. Monocot relationships: an overview // Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91. N 10. P. 1645—1655.

Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. Bronx, 1988. 555 p.

Cruden R. W. A revision of *Isidrogalvia* (*Liliaceae*): recognition of Ruiz and Pavón's genus // Syst. Bot. 1991. Vol. 16. P. 270—282.

Dahlgren R. M., *Clifford H. T.*, *Yeo P. F.* The families of the monocotyledons. Berlin, 1985. 520 p.

Eichler A. W. Blüthendiagramme. Leipzig, 1875. 347 S.

Eie S. Floral anatomy in *Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers. with special reference to the gynoecium // Norweg. J. Bot. 1972. Vol. 19. P. 31—36.

Endress P. K. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge, 1994. 511 p.

Endress P. K. Major traits of monocot flowers // Monocotyledons: systematics and evolution. Wristable, Kent., 1995. Vol. 1. P. 43—79.

Engler A., *Liliaceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1888. Teil 2. Abt. 5. S. 10—91.

Greller A. M., *Matzke E. B.* Organogenesis, aestivation, and anthesis in the flower of *Lilium tigrinum* // Bot. Gaz. 1970. Vol. 131. N 4. P. 304—311.

Hamann U. Reihe *Commelinales* // A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd 2. Berlin, 1964. S. 549—561.

Heel W. A., van. On the development of some gynoecia with septal nectaries // Blumea. 1988. Vol. 36. P. 477—504.

Igersheim A., Buzgo M., Endress P. K. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 136. P. 1—65.

Leinfellner W. Über die Variabilität der Blüten von *Tofieldia calyculata* III. Zusammenfassende Übersicht der vorgefundenen Abweichungen // Österr. Bot. Zeitschr. 1963. Bd 110. S. 395—430.

Melchior H. Reihe *Liliiflorae* (*Liliales*) // A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd 2. Berlin, 1964. S. 513—543.

Paker J. G. Two new combinations in *Triantha* (*Liliaceae*) // Novon. 1993. Vol. 3. P. 278—279.

Posluszny U. Re-evaluation of certain key relationships in the *Alismatidae*: floral organogenesis of *Scheuchzeria palustris* (*Scheuchzeriaceae*) // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70. P. 925—533.

Posluszny U., Charlton W. A. Evolution of the helobial flower // Aquatic Bot. 1993. Vol. 44. P. 303—324.

Posluszny U., Charlton W. A., Les D. H. Modularity in helobial flowers // K. L. Wilson, D. A. Morrison (eds). Monocots: systematics and evolution. Melbourne, 2000. P. 63—74.

Posluszny U., Sattler R. Floral development of *Potamogeton densus* // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51. P. 647—656.

Remizowa M. V. Flower development in *Tofieldia coccinea* (*Tofieldiaceae*) // C. Bayer et al. (eds). Palmarum Hortus Francofurtensis. PHF 7. Abstr 16th Int. Symp. Biodiversity and evolutionary biology of the german botanical society (DGB). 17th Int. Senkenberg Conf. September 21—27, 2003. Frankfurt am Main, 2003. P. 220.

Remizowa M. V., Sokoloff D. D. Floral and inflorescence morphology supports inclusion of *Tofieldiaceae* in expanded order *Alismatales* // J. Schoenenberger, M. von Baltazar, M. Mattews (eds) Flowers: diversity, development and evolution. Program and abstracts. Zürich, July 5—7. 2002. Zürich, 2002. P. 78.

Remizowa M. V., Sokoloff D. Inflorescence and floral morphology in *Tofieldia* (*Tofieldiaceae*) compared with *Araceae*, *Acoraceae* and *Alismatales* s. str. // Bot. Jahrb. Syst. 2003. Vol. 124. N 3. P. 255—271.

Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Rudall P. J. Comparative patterns of floral orientation, bracts and bracteoles in some genera formerly placed in *Melanthiaceae* // Aliso. 2005 (in press).

Reveal J. L., Zomlefer W. B. Two new orders for monocotyledonous plants // Novon. 1998. Vol. 8. P. 176—177.

Rudall P. J. Homologies of inferior ovaries and septal nectaries in monocotyledons // Int. J. Pl. Sci. 2002. Vol. 163. P. 261—276.

Rudall P. J. Monocot pseudanthia revisited: floral structure of the mycoheterotrophic family *Triuridaceae* // Int. J. Pl. Sci. 2003. Vol. 164. N 5 (Suppl.). P. S307—S320.

Rudall P. J., Bateman R. M. Evolution of zygomorphy in monocot flowers: iterative patterns and developmental constraints // New Phytol. 2004. Vol. 162. P. 25—44.

Rudall P. J., Buzgo M. Evolutionary history of the monocot leaf // Developmental genetics and plant evolution. London, 2002. P. 432—458.

Rüter E. Über Vorblattbildung bei Monocotylen // Flora. 1918. Bd 110. S. 193—261.

Singh V., Sattler R. Floral development of *Alisma triviale* // Can. J. Bot. 1972. Vol. 50. P. 619—627.

Singh V., Sattler R. Floral development of *Butomus umbellatus* // Can. J. Bot. 1974. Vol. 52. P. 223—230.

Soross-Potruff C. L., Posluszny U. Developmental morphology of reproductive structures of *Phyllospadix* (*Zosteraceae*) // Int. J. Pl. Sci. 1994. Vol. 155. P. 405—420.

Soross-Potruff C. L., Posluszny U. Developmental morphology of reproductive structures of *Zostera* and reconsideration of *Heterozostera* (*Zosteraceae*) // Int. J. Pl. Sci. 1995. Vol. 156. P. 143—158.

Sterling C. Comparative morphology of carpel in the *Liliaceae*: *Tofieldieae* // Bot. J. Linn. Soc. 1979. Vol. 79. P. 321—332.

Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Thorne R. F. The classification and geography of the monocotyledon subclasses *Alismatidae*, *Liliidae*, and *Commelinidae* of the class *Angiospermae*. Claremont [Electronic resource], 2003. Mode of access: http://www/monocots3.org/pdf/classif.pdf.

Tucker S. C. Floral initiation and development in legumes // C. H. Stirton (ed.). Adv. legume systematics. Part 3. Kew, 1987. P. 183—239.

Utech F. H. Floral vascular anatomy of *Pleea tenuifolia* Michx. (*Liliaceae — Tofieldieae*) and its reassignment to *Tofieldia* // Ann. Carnegie Mus. 1978. Vol. 47. P. 423—453.

Zomlefer W. B. The genera of *Tofieldiaceae* in the Southeastern United States // Harvard Papers in Botany. 1997. Vol. 2. P. 179—194.

Zomlefer W. B. Advances in angiosperm systematics: examples from the *Liliales* and *Asparagales* // J. Torrey Bot. Soc. 1999. Vol. 126. P. 58—62.

SUMMARY

Tofieldia and related genera were traditionally placed to *Liliaceae* s. l. or (in case of narrow family concept) to *Melanthiaceae*. Recently, these plants were segregated into separate family, *Tofieldiaceae* (Takhtajan, 1994). Molecular phylogenetic data (e. g., Chase et al., 2000) supported family rank of *Tofieldiaceae* and allowed to include it into the order *Alismatales*. The aim of this paper is to present data on morphology and development of flower and shoot system in *Tofieldia pusilla*. Our data may help to clarify relationships and diagnostic features of *Tofieldiaceae*.

In *T. pusilla* as well as in other *Tofieldia* species, two first leaves of lateral shoot (i. e., prophyll and the first foliage leaf) are in adaxial position. This is an important distinction from some other monocots with similar ensiform and distichous leaves (e. g., *Narthecium*). Flower of *T. pusilla* has six sepals in two whorls, six stamens with broad bilaments in two whorls, and three stipitate carpels. In NW Russia, inflorescences and flowers are initiated about 13—14 months before anthesis. Sepals and opposite stamens are initiated as common primordia or as separate but closely associated primordia. All primordia of the same whorl appear simultaneously. Carpels are initiated as separate horseshoeshaped primordia. All flower organs are well formed in August. During the winter, carpels are separate from each other and have open ventral sutures. Carpel fusion occurs shortly before anthesis, which takes place in late June and July. In anthetic flowers, the carpels are postgenitally fused to form a unilocular ovary. In contrast to some previous reports (e. g., Eie, 1972), we found no evidence of apocarpy in *T. pusilla*.

УДК 581.8

© А. Е. Васильев, Н. К. Котеева

ХАРАКТЕРИСТИКА ПУТЕЙ НЕКТАРА ИЗ АПОПЛАЗМЫ НА ПОВЕРХНОСТЬ НЕКТАРНИКА

A. E. VASSILYEV, N. K. KOTEYEVA. THE CHARACTERIZATION OF NECTAR PATHWAYS FROM THE APOPLASM TO THE NECTARY SURFACE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: knouria@mail.ru
Поступила 15.12.2004

С целью выявления особенностей структур, связанных с выведением нектара из апоплазмы на поверхность, был проведен сравнительный электронно-микроскопический анализ кутикулы и устьиц у нектарников и несекреторных систем. Кутикула изучена у 7 видов растений с безустьичными нектарниками, в том числе у 3 видов с экстрафлоральными нектарниками, устьица — у 1 вида. Установлено, что количественные (толщина) и качественные (тип) признаки кутикулы таксоно- и тканеспецифичны, однако связать их с разной проводимостью нектарниковой (через которую идет сплошной поток нектара) и листовой (через которую идет диффузия веществ) кутикулой четко удалось только у 3 видов. У нектарников *Dombeya wallichii* в кутикуле образуются поры, у *Helleborus foetidus* и *H. caucasicus* — многочисленные довольно широкие (0.01—0.02 мкм) каналы, через которые, вероятно, и вытекает нектар. Нектарниковая кутикула эластичная и может растягиваться под давлением нектара с образованием субкутикулярных полостей (*Helleborus foetidus* и *H. caucasicus*, *Dombeya wallichii*, нектарники перистома, но не крышки кувшинов *Nepenthes khasiana*). Растянутая кутикула имеет уменьшенную толщину и, вероятно, более проницаема. Обсуждаются другие возможные факторы высокой проницаемости нектарниковой кутикулы для нектара. Устьица нектарников, хотя и утратившие способность закрываться (постоянно и необычно широко раскрытые), по ультраструктуре существенно не отличаются от устьиц листьев.

Ключевые слова: нектарники, кутикула, модифицированные устьица, механизмы нектаровыделения.

Нектар, передвигающийся по апоплазме нектарников сплошным потоком под давлением (Васильев, 2003), у большинства растений выделяется на поверхность или через устьица (Davis, Gunning, 1992), или через непрерывную кутикулу эпидермальных клеток (Васильев, 1977) в капельно-жидкой форме (Rachmilevitz, Fahn, 1973; Gaffal et al., 1998). В листе же наблюдается принципиально иной механизм переноса веществ через кутикулу (Schreiber et al., 1996; Schönherr, Schreiber, 2004) и устьица (Willmer, Fricker, 1996): не сплошной поток водного раствора наружу, а диффузия каждого из передвигающихся веществ в отдельности. В нектарнике движущей силой транспорта нектара служит гидростатическое давление, создаваемое активным транспортом асссимилятов из симплазмы в апоплазму (Васильев, 2003). Движущей силой транспорта в апоплазме листа является разность концентрации веществ (Schreiber et al., 1996; Schönherr, Schreiber, 2004). Медленный перенос в листе и быстрый в нектарнике согласуются с различием основной функции их эпидермы — барьерной у первого и секреторной — у второго. Последние данные о низком темпе переноса веществ через листовую кутикулу не противоречат данным (Мирославов, 1974) о значительной иногда доле кутикулярной транспирации в потере воды листом.

В соответствии с секреторной функцией эпидермы нектарников находятся ее специальные структурные адаптации: модифицированные (постоянно и широко открытые) устьица у многих растений, в частности у *Vicia* (Davis, Gunning, 1992) и *Chamelaucium* (O'Brien, 1995; O'Brien et al., 1996), у ряда видов с безустьичными нектарниками — субкутикулярные полости (*Lonicera* — Fahn, Rachmilevitz, 1970; *Asclepias* — Schnepf, Christ, 1980; *Gossypium* — Eleftheriou, Hall, 1983; *Aphelandra* — Durkee, 1987, и др.), ограниченные растянутой, вероятно, более проницаемой кутикулой, редко кутикулярные поры (описаны пока у видов *Abutilon* — Findlay, Mercer, 1971). У *Helleborus* нектар, как считают некоторые авторы (Vesprini et al., 1999; Pacini et al., 2003), выделяется через постепенно отмирающие эпидермальные клетки, служащие функциональными аналогами устьичных щелей. У немногих видов в нектарниках нет ни устьиц, ни кутикулы. Это характерно, например, для находящихся внутри завязи клеток септальных нектарников некоторых растений (*Musa* — Fahn, Benouaiche, 1979; *Gasteria* — Schnepf, Pross, 1976). У *Billbergia*, *Vriesea* и *Guzmania* кутикула нектарников очень тонкая и прерывистая (Benner, Schnepf, 1975). Наконец, описаны нектарники, у которых нектар из субкутикулярной полости выходит на поверхность только после того, как кутикула разорвется под давлением накопившегося в этой полости нектара (*Anacardium* — Wunnachit et al., 1992; *Limodorum* — Pais, Figueredo, 1994).

Однако специального сравнительного изучения ультраструктуры кутикулы клеток нектарников и кутикулы соседних с ним не секретирующих клеток эпидермы, а также клеток эпидермы листьев (где, в противоположность нектарникам, кутикула выполняет барьерную функцию) и ультраструктуры замыкающих клеток устьиц не проводилось. Настоящая работа посвящена изучению ультраструктуры кутикулы нектарников и листьев у 7 видов растений и устьиц у 1 вида.

Материал и методика

Структура кутикулы была исследована у клеток эпидермы безустьичных нектарников у 7 видов растений: *Dombeya wallichii*, *Salix caprea*, *Helleborus foetidus* и *H. caucasicus* — флоральные нектарники, *Impatiens parviflora*, *Prunus padus* и *Nepenthes khasiana* — экстрафлоральные. Параллельно исследовали кутикулу верхней эпидермы листовой пластинки закончивших рост листьев, а у *N. khasiana*, *H. foetidus* и *H. caucasicus* также и эпидерму других несекретирующих частей. У *S. caprea* и *I. parviflora* нектарник имеет форму цилиндра. У *P. padus* и *N. khasiana* это пельтатные железки, располагающиеся у первого вида в основании листовой пластинки, у второго — на нижней стороне крышки и в ободке (перистоме) ловчих кувшинов. Нектарники *D. wallichii* представляют собой многоклеточные головчатые железистые трихомы, собранные в группы на адаксиальной поверхности у основания чашелистиков. Наконец, нектарники цветка *H. foetidus* и *H. caucasicus* имеют форму кувшинов, стенки которых образованы хлорофиллоносной паренхимой и несекреторной эпидермой, а дно состоит из 13—15 слоев клеток секреторной бесхлорофилльной ткани, покрытой секреторной эпидермой.

Замыкающие клетки устьиц были исследованы у нектарников мужских цветков и листьев *Cucumis sativus*.

Материал на стадии секреции нектара был взят из парка ботанического сада (*I. parviflora*, *S. caprea*, *P. padus*, *H. caucasicus*) и оранжереи (*N. khasiana*) Ботанического института РАН (С.-Петербург), а также из парка (*H. foetidus*) и оранжереи (*D. wallichii*) г. Пуллман (штат Вашингтон, США). У *D. wallichii*, *H. foetidus* и *C. sativus* помимо секретирующих для исследования были взяты также нектарники до начала секреции.

Фиксацию проводили 24 ч при температуре 3 °C смесью 2%-х растворов глутаральдегида и параформальдегида в 0.05 М буфере PIPES или 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.4); постфиксацию — 2%-м раствором четырехокиси осмия на фосфатном буфере (pH 8.0) 10—12 ч. Фиксированный материал обезвоживали в серии спирта и ацетона и заливали в смесь эпоксидных смол Spurr или эпон-аралдит. Ультратонкие срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца в течение 5—10 мин. Срезы изучали и фотографировали в трансмиссионном электронном микроскопе Хитачи-600. Толщину кутикулы и клеточных стенок, а также диаметр каналов (у *H. foetidus* и *H. caucasicus*) и пор (у *D. wallichii*) определяли на переведенных в цифровую форму микрофотографиях прямого увеличения 25 000—40 000 с использованием компьютерной программы анализа изображения Image Tool.

Результаты и обсуждение

Кутикула. У исследованных видов она покрыта слоем эпикутикулярного воска (Lyshede, 1982). Воск не взаимодействует с красителями, применяемыми для электронной микроскопии и иногда выявляется на ультратонких срезах только благодаря покрывающему его слою осмиофильного вещества (Holloway, 1982), отстоящего от кутикулы на различном расстоянии. Считается (Lyshede, 1982), что эпикутикулярный воск не является барьером для передвижения веществ; роль его состоит в том, чтобы препятствовать смачиваемости поверхности органа, который он покрывает. Полисахаридная часть несущей кутикулу наружной стенки основных эпидермальных клеток характеризуется слоистой, геликоидальной текстурой микрофибрилл разной степени отчетливости (Vian, Roland, 1987).

У 4 из 7 исследованных в настоящей работе видов первичная кутикула (по Heide-Jørgensen, 1991), или собственно кутикула (по Jeffree, 1996), не отличается по структуре от вторичной (кутикулярного слоя, по Jeffree, 1996), что характерно для *H. foetidus* и *H. caucasicus*, или отличается с трудом, как например у *P. padus* и *D. wallichii* (см. таблицу). У *N. khasiana* клетки нектарниковой эпидермы крышки кувшинов, как правило, образуют только первичную кутикулу (табл. I, *а*), тогда как во всех других частях этого растения, включая нектарники перистома (ободка) кувшинов, эпидерма содержит как первичную, так и вторичную кутикулы (табл. I, *б*). Напротив, у *I. parviflora* у клеток эпидермы листовой пластинки развивается только первичная кутикула (табл. I, *в*; см. таблицу).

Первичная кутикула как в нектарниках, так и в других системах была, за исключением «дна» нектарников *H. foetidus* и *H. caucasicus*, электронно-прозрачной. Выделены 2 типа ее ультраструктуры: гомогенная (табл. I, *в*, *г*) и ламеллярная, состоящая из нескольких чередующихся светлых и более темных периклинальных ламелл (табл. I, *д*; см. таблицу). Первичная кутикула таких же 2 типов характерна для эпидермы листьев других исследованных ранее растений (Holloway, 1982; Jeffree, 1996). Считается (Jeffree, 1996), что светлые ламеллы состоят преимущественно из воска, темные — из кутина (и кутана). У *N. khasiana* структура первичной кутикулы различалась в зависимости от того, где располагались секретирующие нектар железки — на крышке или перистоме кувшинов. У секреторных клеток перистома была ламеллярной, как и у несекреторных клеток, тогда как у секреторных клеток крышки кувшинов — гомогенной (табл. I, *а*; см. таблицу).

Вторичная кутикула нектарников у 4 видов была гомогенной (табл. I, *е*), у 3 — ретикулярной (с нецеллюлозными фибриллами, образующими рыхлую сеть — табл. I, *б*). В несекреторных же системах исследованных видов гомогенной кутикулы не было, а обнаружена кутикула ретикулярного (табл. I, *г*, *д*) или ретикулярно-ламеллярного (табл. I, *з*; см. таблицу) типов. У *N. khasiana* под кутикулой трихомных нектарников крышки кувшинов располагается мощный (1.6—2.2 мкм) слой кутиновых «цистолитов» (по Jeffree, 1996) — глобул кутина, погруженных в полисахаридный материал наружной клеточной стенки (табл. I, *а*). У нектарников перистома слой кутиновых цистолитов выражен слабо или они вообще отсутствуют (табл. I, *б*).

Кутикула широко варьировала по толщине в зависимости от вида растения и расположения покрываемой ею эпидермы (см. таблицу). В частности, разница между минимальной (у *Salix*) и максимальной (у *Prunus*) толщиной кутикулы клеток нектарников у исследованных видов была более 16-кратной. При этом никаких структурных особенностей, указывающих на разную проницаемость толстой или тонкой кутикулы, у нектарников не обнаружено. У листьев исследованных нами видов наблюдалась еще бóльшая (почти 70-кратная) разница в толщине кутикулы (минимальная — у *Impatiens*, максимальная — у *H. foetidus*). Важно, что наиболее толстая кутикула из исследованных до сих пор видов обнаружена у эпидермальных клеток не устьичных, а безустьичных нектарников (1.4 мкм — *Padus*: данные настоящей работы; 5 мкм — *Ricinus*: Kálmán, Gulyás, 1974). У *Digitalis purpurea* кутикула эпидермальных клеток нектарников (0.1 мкм) более чем в 100 раз тоньше, чем у клещевины, однако, как показывают специальные наблюдения (Gaffal et al., 1998), нектар вытекает не через нее, а через устьица. У клеток эпидермы нектарников *I. parviflora* кутикула, через которую идет сплошной поток нектара, двухслойная и более чем в 2 раза толще, чем однослойная (только первичная) очень тонкая листовая кутикула, через которую идет медленная диффузия воды и растворенных веществ — кутикулярная транспирация. У *H. foetidus* кутикула несекреторной эпидермы нектарников также была значительно тоньше секреторной. У остальных же исследованных в настоящей работе видов, кроме *D. wallichii*, листовая кутикула была значительно толще, чем нектарниковая (см. таблицу).

Интересно сопоставить эти данные с литературными данными по кутикуле несекреторных систем других растений, в частности *Arabidopsis thaliana*. У основных клеток эпидермы листа этого гелиофита кутикула очень тонкая (0.029 ± 0.0005 мкм), гомогенная, темная, только первичная. Она не отличается по толщине (0.030 ± 0.0003 мкм) и структуре от таковой клеток протодермы апикальной меристемы (Васильев, 2001). Такая же тонкая гомогенная кутикула характерна для внутренней эпидермы завершающих рост ловушек гидатофита *Utricularia sandersonii* (Heide-Jørgensen, 1991).

Для наружных клеток нектарников ряда растений, как и для секреторных клеток некоторых других типов (Васильев, 1977; Acsensão et al., 1997; и др.), характерно образование субкутикулярных полостей, когда под давлением секрета кутикула отрывается от наружной стенки клеток, и полость между кутикулой и стенкой заполняется секретом. Размер и распределение субкутикулярных полостей у разных растений могут различаться. Так, в нектарниках *D. wallichii* обычно образуется 1 крупная полость над клеткой головки трихомы (табл. I, *ж*). Напротив, у *N. khasiana*, *H. foetidus* и *H. caucasicus* каждая клетка образует несколько небольших полостей (табл. I, *и*). Наличие субкутикулярных полостей описано также для секретирую-

Характеристика кутикулы клеток эпидермы нектарников и несекреторных органов

Вид растения и расположение эпидермы	Кутикула			
	Толщина, мкм		Структура	
	первичной	вторичной	первичной	вторичной
Impatiens parviflora				
Нектарник	0.020 ± 0.002	0.065 ± 0.004	Неясно ламеллярная	Гомогенная
Лист	0.036 ± 0.001	0	Ламеллярная	Отсутствует
Salix caprea				
Нектарник	0.010 ± 0.001	0.077 ± 0.004	Гомогенная	Ретикулярная, с дендритами; внутренняя граница волнистая
Лист	0.047 ± 0.005	1.696 ± 0.095	»	Ламеллярно-ретикулярная, с беспорядочно ориентированными светлыми ламеллами и короткими дендритами, отходящими от внутреннего темного слоя
Prunus padus				
Нектарник	0.027 ± 0.001	1.373 ± 0.018	Гомогенная плохо различимая	Ретикулярная, без дендритов
Лист	0.048 ± 0.007	1.620 ± 0.149	То же	Ретикулярная, с короткими дендритами и темным подстилающим слоем
Dombeya wallichii				
Нектарник: до начала секреции	0.010 ± 0.0002	0.417 ± 0.004	» »	Неясно ретикулярная
Нектарник: над субкутикулярными полостями	0.010 ± 0.0002	0.245 ± 0.005	» »	Гомогенная
Нектарник: вне полостей	0.010 ± 0.0002	0.343 ± 0.002	» »	Неясно ретикулярная
Лист	0.030 ± 0.0010	0.178 ± 0.001	Гомогенная	Ретикулярная, с короткими дендритами
Nepenthes khasiana				
Нектарник: крышки кувшина	0.087 ± 0.006	0	»	Отсутствует
Крышка кувшина	0.033 ± 0.001	0.587 ± 0.023	Ламеллярная	Ретикулярная
Нектарник перистома	0.028 ± 0.002	0.308 ± 0.014	»	Ретикулярная, изнутри волнистая
Перистом	0.040 ± 0.001	1.845 ± 0.009	»	Ретикулярная
Лист	0.073 ± 0.007	1.024 ± 0.103	»	»

Helleborus foetidus				
Дно нектарника до начала секреции	?	0.350 ± 0.018	Не различается	Гомогенная, темная, с каналами
Дно нектарника	?	0.372 ± 0.016	» »	То же
Боковые стенки нектарника	0.010 ± 0.005	0.095 ± 0.0006	Ламеллярная	Ретикулярная
Лист	0.191 ± 0.014	2.259 ± 0.165	Гомогенная	»
H. caucasicus				
Дно нектарника	?	0.173 ± 0.008	Не различается	Гомогенная, темная, с каналами
Боковые стенки	0.018 ± 0.001	0.134 ± 0.009	Ламеллярная	Ретикулярная
Лист	0.041 ± 0.002	0.378 ± 0.010	»	»

щих нектар одноклеточных волосков *Lonicera japonica* (Fahn, Rachmilevitz, 1970), многоклеточных волосков *Vigna unguiculata* (Kuo, Pate, 1985), клеток эпителия камер рыльца *Asclepias curassavica* (Schnepf, Christ, 1980). У *Maxillaria coccinea* небольшие субкутикулярные полости образуются над антиклинальными стенками основных клеток эпидермы устьичных нектарников (Stpiczynska et al., 2004). Однако авторы предполагают, что нектар выделяется не через устьица, а через проницаемую, по их мнению, кутикулу, которая под давлением нектара растягивается и образует небольшие вздутия над антиклинальными стенками эпидермы (т. е. те же небольшие локальные субкутикулярные полости).

По нашим данным, растянутая кутикула (ограничивающая субкутикулярные полости) нектарника имела меньшую толщину, чем нерастянутая до начала секреции (когда субкутикулярные полости еще не образовались) или в период секреции вне полости (см. таблицу). Понятно, что в растянутых участках изначально кутикула была более эластичной, чем в не растянутых. Известно (Schreiber et al., 1996), что механические свойства (в частности, растяжимость) кутикулы прямо зависят от степени упорядоченности (кристалличности) интракутикулярных восков, а от нее, в свою очередь, находится в обратной зависимости проницаемость кутикулы. Поэтому повышенную растяжимость кутикулы в отдельных местах эпидермальных клеток нектарника можно рассматривать как указывающую на ее повышенную проницаемость в этих местах — адаптацию к сплошному потоку нектара через нее. Следует отметить, что субкутикулярные полости могут формироваться и у устьичных нектарников, например у *Lamium album* (наши неопубликованные данные).

Однако субкутикулярные полости образуются далеко не всегда. Так, они не обнаружены в исследованных нами нектарниках *S. caprea*, *P. padus*, *I. parviflora*, нектарниках крышки кувшинов *N. khasiana*. Их нет, например, и у *Aptenia cordiflora* (Meyberg, Kristen, 1981).

Анализ данных литературы и наших предварительных данных показывает отсутствие какой-либо закономерности в толщине и строении кутикулы нектарников в зависимости от наличия или отсутствия устьиц. Так, у нектарников мужских цветков *Croton sarcopetalus* нектар выделяется через устьица, а кутикула имеет небольшую толщину. В то же время в нектарниках женских цветков устьица отсутствуют, однако кутикула толстая (Freitas et al., 2001). По нашим данным, толщина кутикулы устьичных нектарников *Cucumis sativus* и *Lamium album* составляет всего 0.02—0.3 мкм, т. е. меньше, чем толщина кутикулы у секреторных клеток описываемых видов с безустьичными нектарниками.

В кутикуле головки трихомных нектарников *D. wallichii* были обнаружены поры (см. табл. I, *е*, стрелки), имеющие вид перерывов во вторичной кутикуле субмикроскопического диаметра (0.06—0.13 мкм). В местах пор первичная кутикула («поровая мембрана») заметно не отличалась по структуре и толщине от таковой вне пор. Это второй случай обнаружения кутикулярных пор помимо описанных для трихомных нектарников видов *Abutilon* (Findlay, Mercer, 1971). И у *Abutilon*, как показывает анализ приведенных в статье этих авторов снимков (рис. 8 и 9), первичная кутикула в порах, вероятнее всего, сохранялась, а сами они достигали диаметра 0.25 мкм. Таким образом, поры в нектарниковой кутикуле существенно отличаются от пор в кутикуле железок плотоядных растений *Dionaea*, *Drosera* (Joel, Juniper, 1982) и *Drosophyllum* (Васильев, 2002): у них они сквозные. У *Nepenthes khasiana* кутикула на большей части поверхности клеток пищеварительных железок вообще отсутствует (Васильев, 1977), тогда как для нектарников перистома ловчих кувшинов этого растения характерна сплошная кутикула, как первичная, так и вторичная, для нектарников крышки кувшинов — только первичная (см. таблицу). При оценке функционального значения различий в структуре кутикулярных пор следует иметь в виду, что у плотоядных растений железки секретируют не низкомолекулярные вещества, что характерно для нектара большинства растений, а высокомолекулярные полисахариды и белки, для которых барьером является не только вторичная, но и первичная кутикула. В пользу этого предположения свидетельствуют приведенные выше данные об отсутствии сплошной кутикулы у нектарников *Musa* (Fahn, Benouaiche, 1979), *Gasteria* (Schnepf, Pross, 1976), *Billbergia*, *Vriesea* и *Guzmania* (Benner, Schnepf, 1975). Нектар этих видов очень вязкий и, по-видимому, содержит полисахариды, для секреции которых описанные выше кутикулярные поры непреодолимы. Отсюда следуют 2 вывода: 1) вторичная кутикула в нектарнике менее проницаема, чем первичная; 2) первичная для сплошного потока нектара не является барьером. В то же время в листе первичная кутикула в такой же степени, если не в большей, является барьером для транспирации, как и вторичная, о чем свидетельствуют, в частности, приведенные выше данные о наличии только первичной кутикулы в листе *Arabidopsis thaliana* (Васильев, 2001).

У нектарников обоих исследованных видов рода *Helleborus* обнаружена уникальная по структуре кутикула эпидермальных клеток, покрывающих секреторную ткань (дно кувшинов). Она электронно-плотная и более толстая, чем кутикула стенки «кувшина» (см. таблицу). Всю кутикулу пересекают многочисленные (особенно у первого вида) довольно широкие (0.01—0.02 мкм) по сравнению с плазмодесмами электронно-прозрачные каналы (табл. II, *а*). По направлению наружу часть каналов вильчато ветвится. Центр канала занят «стержнем» (вероятно, из пектина) диаметром 0.005—0.007 мкм, имеющим такую же высокую плотность, как и кутикула. С внутренней стороны кутикулы он непрерывно переходит в полисахаридные фибриллы наружной стенки клетки. Сходное строение имеет кутикула дна нектарников и до начала секреции (в бутоне). В листе и на стенках кувшинов кутикула светлая, каналы в ней отсутствуют (табл. I, *д*; см. таблицу). Структура и расположение каналов в кутикуле нектарников морозника, своеобразие кутикулы, отсутствие каналов в несекреторных зонах являются свидетельством того, что они служат путями сплошного потока нектара из апоплазмы на поверхность нектара. Этим они отличаются от пектиновых фибрилл, в виде «дендритов» и «микроканалов», создающих ретикулярный узор во вторичной кутикуле (Holloway, 1982). В листьях эти структуры служат путями для диффузии предшественников кутина и воска в развивающейся кутикуле, воды и растворенных в ней веществ — в зрелой (Jeffree, 1996). Не исключено, однако, что в нектарниках благодаря наличию гидростатического давления по этим фибриллам идет сплошной поток нектара.

Следует отметить, что при исследовании флоральных нектарников 2 видов *Helleborus*, в том числе *H. foetidus*, был предложен особый для этих растений путь выведения нектара через эпидерму на поверхность (Vesprini et al., 1999; Pacini et al., 2003). Были обнаружены отмирающие и отмершие клетки, распределенные поодиночке в секреторной эпидерме нектарника. Высказано предположение, что через эти клетки и происходит выделение нектара наружу, подобно тому, как в устьичных нектарниках нектар выходит через устьичные щели. Проведенное нами исследование подтвердило наличие отмерших и отмирающих клеток в секреторной эпидерме нектарников у обоих изученных видов морозника (табл. II, *б*). Оказалось, что отмирание клеток сопровождается образованием небольшого (до 0.02 мкм) отверстия в их наружной стенке, через которое, по всей видимости, и вытекает нектар. Однако обычно края отверстия выглядели сомкнутыми (табл. II, *в*), несмотря на предполагаемое давление нектара. И хотя частота распределения отмерших клеток (6—7 %) была сопоставима с частотой, характерной для устьиц в устьичных нектарниках (например, 94 на 1 мм^2 у *Cucurbita pepo* — Nepi et al., 1996), она явно была недостаточной для обеспечения вытекания нектара, учитывая незначительный (по сравнению с устьичной щелью) размер выходного отверстия и высокий темп выделения нектара у морозников (Vesprini et al., 1999).

Таким образом связать толщину и структуру кутикулы нектарников с ее способностью, в отличие от листовой кутикулы, обеспечивать сплошной поток нектара после химической фиксации в большинстве случаев не удается. Здесь уместно сказать, что и проницаемость кутикулы листьев не связана прямо с ее толщиной и ультраструктурой (Holloway, 1982). Темп диффузии веществ через листовую кутикулу находится в обратной зависимости от содержания в ней воска, ее кристалличности и «извилистости» пути транспорта (Schreiber et al., 1996). Исходя из этих данных, причинами повышенной проницаемости кутикулы безустьичных нектарников по сравнению с кутикулой устьичных и кутикулой листа могут быть или иные состав и состояние ее компонентов, или непригодность химической фиксации для выявления в ней каналов для сплошного потока нектара. Второе объяснение представляется нам более вероятным: каналы образуются в кутикуле безустьичных нектарников всех растений, но выявляются только после щадящих методов подготовки материала для электронно-микроскопического исследования. Во-первых, трудно предположить, что различия в составе и состоянии кутикулы у клеток листа и нектарника являются столь резкими, что обеспечивают смену механизма транспорта от диффузии к сплошному потоку веществ. Во-вторых, для секретирующих нектар экстрафлоральных железистых волосков *Arthrostema ciliatum* было показано (V. Franceschi, устное сообщение) методом freeze-substitution наличие каналов в кутикуле, сходных с описанными нами для нектарниковой кутикулы у видов морозника.

Устьица. В связи со сменой функции газообмена на функцию выведения нектара на поверхность устьица нектарников претерпели модификацию. Они утратили способность закрываться (Davis, Gunning, 1992) и всегда имеют широкую устьичную щель (табл. II, *г*). Широко открытые устьица характерны и для еще не секретирующих нектарников (в зеленых бутонах). В секретирующих нектарниках *Cucumis sativus* устьица среди эпидермальных клеток выделяются сильной вакуолизацией. Цитоплазма имеет более активную эндомембранную систему, чем цитоплазма основных клеток эпидермы нектарника: в ней сильно развиты гранулярный и агранулярный эндоплазматический ретикулум, содержится много диктиосом, продуцирующих многочисленные секреторные, в том числе окаймленные пузырьки. Активная эндомембранная система характерна и для нектарниковых устьиц *Vicia faba* (Davis, Gunning, 1992). В устьицах нектарников *C. sativus* пластиды (табл. II, *д*) по размеру, сферической форме, большой заполненности крахмальными зернами (их числу и размеру) похожи на амилопласты основных эпидермальных клеток, но содержат тилакоидную систему, включающую мелкие (из 3—5 тилакоидов) граны, т. е. они являются хлоропластами. Митохондрии в замыкающих клетках устьиц нектарников не так часто расположены, как в клетках эпидермы, но по большому числу крист оба типа клеток сходны. Полисомы встречаются несколько реже, чем в эпидерме. Замыкающие клетки содержат группы параллельных кортикальных микротрубочек (табл. II, *е*, стрелки), идущих перпендикулярно длинной оси клетки от устьичной щели в сторону дорзальной стенки. Кроме замыкающих, группы микротрубочек сохраняются только в околоустьичных клетках.

В листьях *C. sativus*, зафиксированных в условиях, когда устьица должны быть открыты, устьичные щели очень узкие (табл. II, *ж*). Хлоропласты замыкающих клеток эллипсоидальные, более крупные, чем устьичные хлоропласты нектарников. Тилакоидная система в них развита сильнее (граны более крупные — из 10—15 тилакоидов и число их больше), однако крахмала содержится меньше (табл. II, *з*). Такие же сравнительные характеристики имеют устьичные хлоропласты нектарников и листьев у *Vicia faba* (Davis, Gunning, 1992). Замыкающие клетки устьиц нектарников и листьев *C. sativus* различаются и по соотношению числа митохондрий к числу пластид: в первых оно составляет 7 : 1, тогда как во вторых — всего 3 : 1. Напротив, в нектарниках *Vicia faba* это соотношение 2 : 1 и 3 : 1 соответственно (Davis, Gunning, 1992). У *C. sativus,* судя по ультраструктуре, эндомембранная система замыкающих клеток в листьях так же высоко активна, как и в нектарниках. Как и для нектарников, для открытых устьиц листьев характерны пучки параллельных микротрубочек, идущих поперек замыкающих клеток от устьичной щели по направлению к дорзальной стороне (*Arabidopsis* — Васильев, 2001; *Commellina* — Lahav et al., 2004).

Таким образом, модифицированные устьица нектарников имеют ультраструктуру, типичную для открытых устьиц листа (сильная вакуолизация, наличие крахмалоносных хлоропластов и параллельных радиально расходящихся от щели кортикальных микротрубочек, активная эндомембранная система). Однако энергетически активные органеллы в устьичных клетках нектарников развиты слабее, чем в клетках листьев. Полученные ультраструктурные данные не позволяют высказать никаких предположений относительно того, почему нектарниковые устьица открываются в условиях слабой освещенности и так широко. Кортикальные микротрубочки в замыкающих клетках скорее всего играют скелетную роль, предохраняя клетки от повреждения текущим через щель под давлением нектаром. Следует отметить установленную в литературе (Davis, Gunning, 1992) в несколько раз бóльшую частоту устьиц в эпидерме нектарников, чем в эпидерме листьев одного и того же растения, что, по нашему мнению, объясняется во много раз большей интенсивностью процессов транспорта в первой, чем во второй.

Благодарности

Работа выполнялась при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49019) и Фонда содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 206 с.

Васильев А. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*) в ходе дифференциации. 3. Замыкающие клетки устьиц // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 1—12.

Васильев А. Е. Функциональная ультраструктура пищеварительных железок *Drosophyllum lusitanicum* (*Droseraceae*). 1. Секреторные клетки до стимуляции // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 3. С. 1—18.

Васильев А. Е. Почему выделяется нектар? О механизме нектаровыделения // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 1—8.

Васильев А. Е., Котеева Н. К. Сравнительный анализ проводящей системы нектарников и мелких жилок листьев. 1. «Апоплазматические виды» // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 10. С. 1537—1553.

Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л., 1974. 120 с.

Acsensão L., Marques N., Pais M. S. Peltate glandular trichomes of *Leonotis* leaves: ultrastructure and histochemical characterization of secretion // Int. J. Plant Sci. 1997. Vol. 158. P. 249—258.

Benner U., Schnepf E. Die Morphologie der Nektarausscheidung bei Bromeliaceen: Beteiligung des Golgi-Apparates // Protoplasma. 1975. Bd 85. Hf 2—4. S. 337—349.

Davis A. R., Gunning B. E. S. The modified stomata of the floral nectary of *Vicia faba*. I. Development, anatomy and ultrastructure // Protoplasma. 1992. Vol. 166. N 1—2. P. 134—152.

Durkee L. T. Ultrastructure of extrafloral nectaries in *Aphelandra* spp. (*Acanthaceae*) // Proc. Iowa Acad. Sci. 1987. Vol. 94. N 3. P. 78—83.

Eleftheriou E. P., Hall J. S. The extrafloral nectaries of cotton. I. Fine structure of the secretory papillae // J. Exp. Bot. 1983. Vol. 34. N 139. P. 103—119.

Fahn A., Benouaiche P. Ultrastructure, development and secretion in the nectary of banana flowers // Ann. Bot. 1979. Vol. 44. N 1. P. 85—93.

Fahn A., Rachmilevitz T. Ultrastructure and nectar secretion in *Lonicera japonica* // Bot. J. Linn. Soc. 1970. Vol. 63. Suppl. 1. P. 51—56.

Findlay N., Mercer F. V. Nectar production in *Abutilon*. I. Movement of nectar through cuticle // Austral. J. Biol. Sci. 1971. Vol. 24. N 4. P. 647—656.

Freitas L., Bernardello G., Galetto L., Paoli A. A. S. Nectaries and reproductive biology of *Croton sarcopetalus* (*Euphorbiaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 136. N 3. P. 267—277.

Gaffal K. P., Heimler W., El-Gammal S. The floral nectary of *Digitalis purpurea* L., structure and nectar secretion // Ann. Bot. 1998. Vol. 81. N 2. P. 251—262.

Heide-Jørgensen H. S. Cuticle development and ultrastructure: evidence for a procuticle of high osmium affinity // Planta. 1991. Vol. 183. N 4. P. 511—519.

Holloway P. J. Structure and histochemistry of plant cuticular membranes: an overview // The plant cuticle / Eds Cutler D. F., Alfin K. L., Price C. E. Lynn. Soc. Sympos. Ser. London, 1982. Vol. 10. P. 121—130.

Jeffree C. E. Structure and ontogeny of plant cuticles // Plant cuticles, an integrated functional approach / Ed. by G. Kerstens. Oxford, 1996. P. 33—82.

Joel D. M., Juniper B. E. Cuticular gaps in carnivorous plant glands // The plant cuticle / Eds Cutler D. F., Alfin K. L., Price C. E. Lynn. Soc. Sympos. Ser. London, 1982. Vol. 10. P. 121—130.

Kálmân F., Gulyâs S. Ultrastructure and mechanism of secretion in extrafloral nectaries of *Ricinus communis* // Acta Biol. Szeged. 1974. Vol. 20. N 1—4. P. 57—67.

Kuo J., Pate J. S. The extrafloral nectaries of cowpea (*Vigna unguiculata*): I. Morphology, anatomy and fine structure // Planta. 1985. Vol. 166. N 1. P. 15—27.

Lahav M., Abu-Abied M., Belausov E. et al. Microtubules of guard cells are light sensitive // Pl. Cell Physiol. 2004. Vol. 45. N 5. P. 573—582.

Lyshede O. B. Structure of the outer epidermal wall in xerophytes // The plant cuticle / Eds Cutler D. F., Alfin K. L., Price C. E. Lynn. Soc. Sympos. Ser. London, 1982. Vol. 10. P. 87—98.

Meyberg M., Kristen U. The nectaries of *Aptenia cordifolia*. Ultrastructure, translocation of ^{14}C-labelled sugars, and a possible pathway of secretion // Zeitschr. Pflanzenphysiol. 1981. Bd 104. Hf 2. S. 139—147.

Nepi M., Pacini E., Willemse M. T. M. Nectary biology of *Cucurbita pepo*: ecophysiological aspects // Acta Bot. Neerl. 1996. Vol. 45. N 1. P. 41—54.

O'Brien S. P. Extrafloral nectaries in *Chamelaucium uncinatum*: a first record in the *Myrtaceae* // Austral. J. Bot. 1995. Vol. 43. N 4. P. 407—413.

O'Brien S. P., Leveys B. R., Grant W. J. R. Ultrastructure and function of floral nectaries of *Chamelaucium uncinatum* (*Myrtaceae*) // Ann. Bot. 1996. Vol. 78. N 2. P. 189—196.

Pacini E., Nepi M., Vesprini J. L. Nectar biodiversity: a short review // Pl. Syst. Evol. 2003. Vol. 238. N 1—4. P. 7—21.

Pais M. S., Figueredo A. C. S. Floral nectarines from *Limodorum abortivum* and *Epipactis purpurea* (*Orchidaceae*): Ultrastructural changes in plastids during the secretory process // Apidologie. 1994. Vol. 25. N 7. P. 615—626.

Rachmilevitz T., Fahn A. Ultrastructure of nectaries of *Vinca rosea* and *Citrus sinensis* cv. Valencia and its relation to the mechanism of nectar secretion // Ann. Bot. 1973. Vol. 37. N 1. P. 1—9.

Schnepf E., Christ P. Unusual transfer cells in the epithelium of the nectaries of *Asclepias curassavica* // Protoplasma. 1980. Vol. 105. N 2. P. 135—148.

Schnepf E., Pross E. Differentiation and redifferentiation of a transfer cell: development of septal nectaries of *Aloe* and *Gasteria* // Protoplasma. 1976. Vol. 89. N 1—2. P. 105—115.

Schönherr J., Schreiber L. Size selectivity of aqueous pores in astomatous cuticular membranes isolated from *Populus canescens* leaves // Planta. 2004. Vol. 219. N 3. P. 405—411.

Schreiber L., Kirsch T., Riederer M. Diffusion through cuticles: principles and models // Plant cuticles, an integrated functional approach / Ed. by G. Kerstiens. Oxford, 1996. P. 109—120.

Stpiczynska M., Davies K. L., Gregg A. Nectary structure and nectar secretion in *Maxillaria coccinea* (Jacq.) L. O. Williams ex Hodge (*Orchidaceae*) // Ann. Bot. 2004. Vol. 93. N 1. P. 87—95.

Vesprini J. L., Nepi M., Pacini E. Nectary structure, nectar secretion patterns and nectar composition in two *Helleborus* species // Pl. Biol. 1999. Vol. 1. N 5. P. 560—568.

Vian B., Roland J.-C. The helicoidal cell wall as a time register // New Phytol. 1987. Vol. 105. N 3. P. 345—357.

Willmer C., Fricker M. Stomata. London, 1996. 180 p.

Wunnachit W., Jenner C. F., Sedgley M. Floral and extrafloral nectar production in *Anacardium occidentale* L. (*Anacardiaceae*): an andromonoecious species // Int. J. Pl. Sci. 1992. Vol. 153. N 3. P. 413—420.

SUMMARY

The objective of the present study was to find out if there exist distinctive features of nectary cuticles and stomata related to the mass flow of nectar from the apoplasm to the nectary surface. The comparative electron microscope analysis of these structures was made in nectaries and non-secretory systems, mainly in leaves. The cuticle was studied in seven species with astomatous nectaries including three species with extrafloral nectaries, the stomata were investigated in *Cucumis sativus*. Both quantitative (the cuticle thickness) and qualitative (the cuticle type) parameters of cuticles were established to be taxono- and tissue-specific. However, only three species demonstrated a connection of these features with the different permeance of nectary cuticle (through which mass flow of nectar occurs) and leaf cuticle (through which substances move by diffusion). In the nectaries of *Dombeya wallichii*, special pores are formed whereas the nectary cuticle of *Helleborus foetidus* and *H. caucasicus* bears numerous fairly wide (0.01—0.02 µm) channels. It is these channels through which the nectar drips out onto the nectary surface. The nectary cuticle is elastic and can stretch under the pressure of nectar, that results in the formation of subcuticular spaces (*Helleborus foetidus* and *H. caucasicus*, *Dombeya wallichii*, nectaries of the peristome but not those of the lid of *Nepenthes khasiana* pitchers). The cuticle that is stretched has the reduced thickness and therefore appears to be more permeable. Other possible factors of high nectary cuticle permeance for nectar are discussed. Nectary stomata though disabled to be closed and constantly and widely open, ultrastructurally are very similar to those of foliar stomata of the same species. In *Cucumis sativus* they are the only type of nectary cells that contain chloroplasts with small grana while no thylakoid system is found in plastids (amyloplasts) of all other cells.

СООБЩЕНИЯ

УДК 575.21 : 581.461 : 582.734.4 : 57.017.55

© В. Н. Годин

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ЦВЕТКА *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* (*ROSACEAE*) В ЦЕНТРАЛЬНОМ И ЮГО-ВОСТОЧНОМ АЛТАЕ. 3. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МОНОМОРФНЫХ И ГЕТЕРОМОРФНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

V. N. GODIN. VARIABILITY OF FLORAL CHARACTERS OF *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* (*ROSACEAE*) IN THE CENTRAL AND SOUTH-EASTERN ALTAI. 3. A COMPARATIVE ANALYSIS OF MONOMORPHIC AND HETEROMORPHIC COENOPOPULATIONS

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (3832) 30-19-86
E-mail: godin@ngs.ru
Поступила 28.04.2004

Проведено сравнение морфометрических показателей, степени их изменчивости и корреляционной структуры признаков цветков моно- и гетероморфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa*. Выявлена специфика вариабельности параметров цветков разных половых типов в пределах особи, внутри и между ценопопуляциями. Показано, что мономорфные ценопопуляции *P. fruticosa* отличаются от гетероморфных по структуре изменчивости признаков цветка и половому спектру ценопопуляции. В гетероморфных ценопопуляциях *P. fruticosa* обсуждается «разделение труда» между особями разных половых типов, характеризующихся четко очерченными морфологическими различиями, каждая особь выполняет свою функциональную роль и по-разному специализирована к меняющимся условиям среды в пространстве.

Ключевые слова: *Pentaphylloides fruticosa*, цветок, половая дифференциация, изменчивость, ценопопуляция.

Ранее нами (Годин, 2005а, б) была изучена структура изменчивости морфологических признаков у цветков разных половых типов *Pentaphylloides fruticosa* в мономорфных и гетероморфных ценопопуляциях. Половые типы цветков *P. fruticosa* имеют как размерные, так и структурные различия (Годин, 2004а).

Сравнительному анализу разных половых форм у растений и животных (морфологические особенности, структура изменчивости и скоррелированности признаков) посвящено относительно небольшое число работ. В большинстве исследований отмечаются черты сходства и различия половых форм без рассмотрения всего комплекса параметров, связанных с половой дифференциацией. Половая дифференциация — эксперимент природы, дающий возможность для изучения адаптаций, дивергенций и корреляций в области мужской и женской репродуктивных сфер на разных структурных уровнях (Старшова, 1993).

В литературе существует огромное число данных о разной требовательности половых форм к условиям произрастания. Согласно гипотезе «экологических ниш», разработанной Шереметьевым (1983), одно из преимуществ полового полиморфизма связано с уменьшением внутривидовой конкуренции за счет размещения половых форм по разным экологическим нишам, что способствует повышению общего уровня приспособленности видов. Судя по нашим данным (Годин, 2005а, б), каждая половая форма *P. fruticosa* имеет свою зону «оптимальности» для роста и развития, отличную от других форм данной ценопопуляции. Однако рассмотренные ценопопуляции отличаются не только разнонаправленными морфологическими преобразованиями каждой половой формы, но и разными половыми спектрами (Годин, 2002, 2004б). В гетероморфных ценопопуляциях *P. fruticosa* возможно преобладание женских или обоеполых особей, что зависит от эколого-фитоценотической обстановки ценопопуляции.

Цель данной работы — дать сравнительную характеристику разных типов ценопопуляций *P. fruticosa* по структуре изменчивости морфологических признаков цветка и корреляций между ними.

Материал и методика

В работе использованы материалы по изучению морфологических особенностей цветков мономорфных и гетероморфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa*, собранных на территории Горного Алтая.

Материал обрабатывали с помощью таких методов статистического анализа, как метод главных компонент, многомерный дисперсионный анализ и метод обобщенных показателей совокупности признаков. Для разделения цветков 4 типов (обоеполые в мономорфных ценопопуляциях, женские, мужские и обоеполые в гетероморфных ценопопуляциях) по совокупности морфологических признаков использовали метод главных компонент, проведенный по средним значениям.

Метод оценки обобщенной дисперсии (Животовский, 1984, 1991) и разложение ее на компоненты представляется очень перспективным, так как позволяет анализировать совокупность скоррелированных признаков. По межгрупповым, внутривидовым и общим ковариационным матрицам определяли соответствующие дисперсии, обобщенный коэффициент вариации, а также обобщенную долю влияния фактора (R_W). Как указывают Л. Ф. Семериков, Н. В. Глотов и Л. А. Животовский (1986), отсутствуют подходы к разложению обобщенной дисперсии на многофакторные схемы многомерного дисперсионного анализа. В связи с этим поступали следующим образом. Для оценки вклада эндогенной изменчивости в общую фенотипическую дисперсию каждую ценопопуляцию разделяли на 2 компоненты: между кустами и внутри куста. Затем усредняли все полученные показатели отдельно для разных типов цветков. При оценке внутрипопуляционной изменчивости в общей дисперсии выделяли компоненты: между ценопопуляциями и внутри ценопопуляции. Из-за различного числа анализируемых признаков у цветков разных половых типов (у мужских 13 признаков, у остальных типов — 18) для адекватного сравнения использовали следующие комплексы признаков: околоцветник (8 признаков), андроцей и гинецей (по 5). Разделение на группы объясняется сходством структуры изменчивости и коррелированности признаков внутри групп, что показано по результатам анализа главных компонент и особенностей согласованной изменчивости (Годин, 2005а, б). По совокупности признаков вычисляли коэффициент внутриклассовой корреляции (R_W), который показывает долю межгрупповой изменчивости совокупности признаков в общей изменчивости. При сравнении изменчивости использовали непараметрический критерий Вилкоксона—Манна—Уитни.

Определение сходства полных матриц по структуре корреляций производили с помощью метода главных компонент по z-преобразованным матрицам. При этом 1-я главная компонента интерпретируется как «фактор общности (или сходства) матриц»; 2-я — отражает различия между матрицами по структуре связей.

Статистическая обработка всех морфометрических данных выполнена с помощью пакета статистических программ Statistica 6.0.

Результаты исследования

Сравнение морфометрических показателей цветков моно- и гетероморфных ценопопуляций

По всем типам цветков мономорфных и гетероморфных ценопопуляций основная часть изменчивости признаков околоцветника и андроцея (74.6 % общей дисперсии) включается в первые 2 главные компоненты: общие размеры цветка и число тычинок (F_1; 51.4 % дисперсии) и размеры пыльников и тычиночных нитей (F_2). Наибольшие различия по первой главной компоненте проявляются между цветками разных половых типов: самый крупный околоцветник и минимальное число тычинок были у мужских цветков (рис. 1). Противоположное положение занимают обоеполые цветки моно- и гетероморфных ценопопуляций и промежуточное — женские цветки. По значениям 2-й главной компоненты также наблюдается четкое разделение всех типов цветков: самые крупные пыльники и наиболее длинные тычиночные нити характерны для мужских цветков, противоположное положение занимают женские цветки с редуцированными тычинками и промежуточное — обоеполые цветки двух типов ценопопуляций. Таким образом, по морфометрическим признакам околоцветника и андроцея наблюдается четкое разделение мужских, женских и обоеполых цветков, в то же время между обоеполыми цветками моно- и гетероморфных ценопопуляций такого различия не обнаружено.

Для сравнительного анализа обоеполых и женских цветков моно- и гетероморфных ценопопуляций по параметрам гинецея использован метод главных компонент, проведенный по средним значениям. В компонентном анализе наибольшие различия по первой главной компоненте (F_1; 65.4 %) наблюдаются между цветками разных половых типов: самые крупные стилодии, рыльца и завязи у женских цвет-

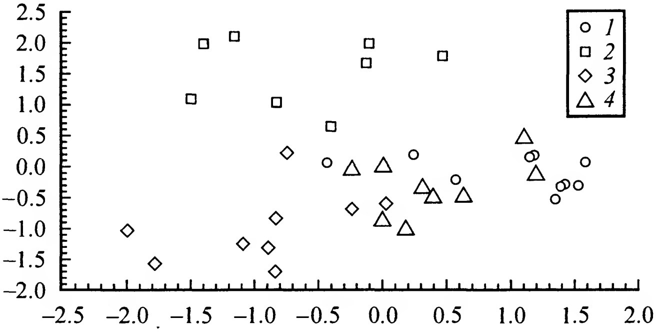


Рис. 1. Распределение цветков разных половых типов *Pentaphylloides fruticosa* по признакам околоцветника и андроцея в плоскости первых двух главных компонент.

1 — обоеполые цветки (мономорфные ценопопуляции), *2* — женские цветки, *3* — мужские цветки, *4* — обоеполые цветки. По оси абсцисс — значения первой главной компоненты, по оси ординат — значения второй главной компоненты.

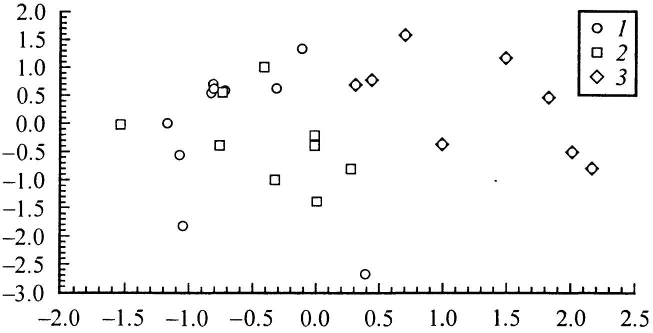


Рис. 2. Распределение женских и обоеполых цветков *Pentaphylloides fruticosa* по признакам гинецея в плоскости первых двух главных компонент.

1 — обоеполые цветки (мономорфные ценопопуляции), *2* — обоеполые цветки, *3* — женские цветки. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ков, самые мелкие у обоеполых цветков моно- и гетероморфных ценопопуляций (рис. 2). При этом «облака» обоеполых цветков двух типов ценопопуляций полностью перекрываются. По значениям второй главной компоненты (F_2; 26.7 %) 3 типа цветков четко не различаются по числу пестиков.

По результатам исследования морфометрических показателей видно, что *P. fruticosa* обладает высокодифференцированной структурой ценопопуляций, которая выражается в существовании морфологически различающихся групп цветков, поддерживаемых естественным отбором. Перестройки морфологических признаков цветка в связи с половой дифференциацией затронули размерные характеристики. Рассмотрим, как сказались эти изменения на вариабельности и скоррелированности признаков цветка *P. fruticosa*.

Сравнение вариабельности параметров у цветков разных типов

Проведены анализы общей, внутрипопуляционной и эндогенной изменчивостей комплексов признаков у цветков разных половых типов (табл. 1). Достоверных различий по вариабельности в пределах куста *P. fruticosa* разного полового типа не отмечено по всем трем комплексам признаков. Наблюдается разная доля влияния изменчивости между кустами в общей фенотипической изменчивости у особей разных половых форм и из разных типов ценопопуляций. Изменчивость признаков цветка между кустами несколько ниже в мономорфных ценопопуляциях, чем в гетероморфных, хотя различия не достоверны даже на 5%-ном уровне при использовании непараметрического критерия Вилкоксона—Манна—Уитни.

По степени уменьшения внутрипопуляционной изменчивости признаков околоцветника растения располагаются в следующий ряд: женские — обоеполые (гетероморфные ценопопуляции) — мужские — обоеполые (мономорфные ценопопуляции), хотя различий между женскими и обоеполыми цветками гетероморфных ценопопуляций не отмечено ($P > 0.05$). При этом внутрипопуляционная изменчивость параметров андроцея и гинецея одинакова у всех четырех типов цветка (табл. 1). Необходимо отметить, что наблюдаются различия обобщенной доли влияния изменчивости между ценопопуляциями в общей изменчивости у разных типов цветков *P. fruticosa*. Если для признаков околоцветника и гинецея харак-

ТАБЛИЦА 1

Обобщенные характеристики изменчивости комплекса признаков частей цветка *Pentaphylloides fruticosa*

Коплекс признаков частей цветка	Общая изменчивость		Внутрипопуляционная изменчивость			Эндогенная изменчивость		
	дисперсия	CV	дисперсия	CV	R_W	дисперсия	CV	R_W
Обоеполые цветки мономорфных ценопопуляций								
Околоцветник	0.19	6.4	0.11	5.0	0.43	0.16	5.8	0.27
Андроцей	0.04	6.5	0.04	6.3	0.06	0.04	6.4	0.23
Гинецей	0.02	9.8	0.01	7.8	0.37	0.01	8.4	0.33
Обоеполые цветки гетероморфных ценопопуляций								
Околоцветник	0.34	8.3	0.28	7.5	0.20	0.15	5.5	0.38
Андроцей	0.12	10.6	0.06	7.7	0.50	0.04	6.1	0.43
Гинецей	0.023	11.7	0.020	10.8	0.17	0.01	6.7	0.54
Женские цветки гетероморфных ценопопуляций								
Околоцветник	0.38	7.7	0.30	6.9	0.22	0.18	5.3	0.40
Андроцей	0.12	13.9	0.06	9.7	0.54	0.03	6.9	0.41
Гинецей	0.03	10.1	0.02	8.7	0.27	0.01	6.4	0.46
Мужские цветки гетероморфных ценопопуляций								
Околоцветник	0.34	7.3	0.22	5.8	0.39	0.22	5.9	0.34
Андроцей	0.11	12.9	0.05	8.8	0.56	0.04	7.7	0.40

терна примерно одинаковая доля влияния межпопуляционных различий, то по признакам андроцея сильно выделяются обоеполые цветки мономорфных ценопопуляций с незначительной дифференциацией между разными ценопопуляциями.

Общая фенотипическая изменчивость параметров околоцветника и андроцея у цветков мономорфных ценопопуляций ниже, чем у цветков гетероморфных ценопопуляций (табл. 1). Аналогичной зависимости по признакам гинецея не отмечено: общая изменчивость женских генеративных органов одинакова у обоеполых и женских цветков моно- и гетероморфных ценопопуляций. По общей фенотипической изменчивости признаков околоцветника, андроцея и гинецея различий между мужскими, женскими и обоеполыми цветками гетероморфных ценопопуляций не выявлено.

Сравнение корреляционной структуры признаков у цветков разных типов

Сравнение корреляционных матриц всех четырех типов цветков по параметрам околоцветника и андроцея выявило их незначительное сходство (FD_1 = 56.7 %). Ординация матриц методом главных компонент показала, что четко выделяется группа, объединяющая большинство матриц мужских, женских и обоеполых цветков моно- и гетероморфных ценопопуляций (рис. 3). Исключение составляют только цветки Урсульской (мономорфная ценопопуляция), Семинской, Топучинской и Курайской-5 ценопопуляций (гетероморфные ценопопуляции).

Изменения в условиях роста и развития сказываются как на степени детерминированности признаков цветка, так и на соотношении особей разных половых форм в ценопопуляции. Однако характер влияния условий на разные половые формы

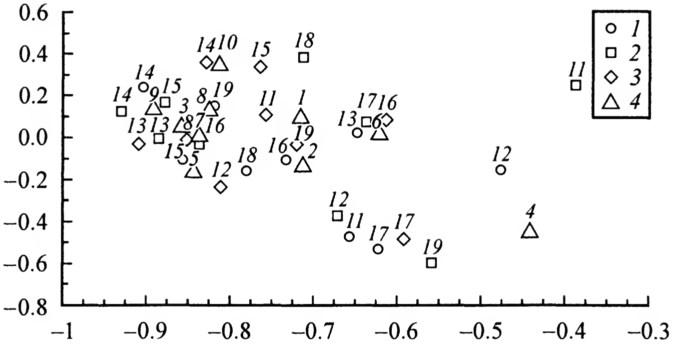


Рис. 3. Сравнение матриц корреляции морфологических признаков околоцветника и андроцея у цветков *Pentaphylloides fruticosa* разных половых типов в плоскости первой (ось абсцисс) и второй (ось ординат) главных компонент.

1 — обоеполые цветки (мономорфные ценопопуляции), *2* — обоеполые цветки, *3* — женские цветки, *4* — мужские цветки. Номера: *1*—*10* — мономорфные ценопопуляции, *11*—*19* — гетероморфные ценопопуляции.

различен (табл. 2). При увеличении согласованной изменчивости признаков мужских цветков наблюдается уменьшение доли мужских растений в ценопопуляции. Для обоеполых растений наблюдается противоположная картина: при увеличении степени детерминированности признаков цветка увеличивается и доля этих растений в ценопопуляции. Для женских цветков подобной закономерности не отмечено.

Обсуждение

При изучении структуры изменчивости признаков цветка *P. fruticosa* в 2 геоботанических подпровинциях Горного Алтая в связи с половой дифференциацией выявлено четкое различие мономорфных ценопопуляций по структуре изменчивости параметров цветка: вариабельность параметров обоеполых цветков внутри и между мономорфными ценопопуляциями ниже, чем у цветков гетероморфных ценопопуляций. Тем не менее по средним значениям признаков и их корреляционной

ТАБЛИЦА 2

Сопоставление общей и согласованной изменчивости признаков цветка с половым спектром гетероморфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa*

Ценопопуляции	Мужские растения			Обоеполые растения			Женские растения		
	R^2_m	CV	доля	R^2_m	CV	доля	R^2_m	CV	доля
Семинская	0.152	11.1	0.46	0.167	12.3	0.05	0.241	12.0	0.49
Топучинская	0.176	12.9	0.38	0.169	15.0	0.03	0.128	15.9	0.59
Кучерлинская	0.304	9.8	0.38	0.075	8.8	0.00	0.236	9.9	0.62
Карагайская	0.301	11.5	0.13	0.161	10.6	0.28	0.294	11.6	0.59
Курайская-2	0.188	9.1	0.08	0.193	12.8	0.91	0.204	14.7	0.01
Курайская-3	0.278	10.0	0.20	0.182	10.9	0.69	0.257	16.3	0.11
Курайская-5	0.117	11.1	0.35	0.141	14.8	0.20	0.095	13.0	0.45
Курайская-6	0.216	11.1	0.17	0.279	16.8	0.64	0.251	14.2	0.19
Чихачевская	0.192	13.2	0.09	0.176	13.3	0.84	0.170	14.8	0.07

Примечание. R^2_m — коэффициент детерминации, CV — коэффициент вариации, доля — составная часть растений разных половых форм в половом спектре ценопопуляции.

структуре различий между обоеполыми цветками моно- и гетероморфных ценопопуляций не выявлено. Меньшая вариабельность признаков цветка мономорфных ценопопуляций, вероятнее всего, связана с более узкой экологической пластичностью этого типа растений *P. fruticosa*. Подтверждением этого факта служит отсутствие как географической, так и экологической изменчивостей признаков цветка растений мономорфных ценопопуляций (Годин, 2005а). Напомним, что мономорфные ценопопуляции встречаются как в степном, так и лесном поясах Горного Алтая, но в основном приурочены к степным низкогорным сообществам. Можно полагать, что достаточно однородные условия существования (узкая экологическая пластичность) не привели к возникновению внутрипопуляционной дифференциации и появлению разных групп особей по половой дифференциации под действием естественного отбора. В результате мономорфные ценопопуляции представлены только растениями с обоеполыми цветками, а поддержание и возобновление таких ценопопуляций может осуществляться как за счет аллофилии, так и за счет автофилии. Наличие в ценопопуляции *P. fruticosa* диплоидных растений только с обоеполыми цветками послужило причиной выделения систематиками этого типа ценопопуляций в ранг подвида или вида (Löve, 1954; Klackenberg, 1983). Полученные нами данные не противоречат выделению мономорфных ценопопуляций в самостоятельную таксономическую единицу.

Проведенные нами ранее исследования жизнеспособности пыльцы моно- и гетероморфных ценопопуляций (Годин, 2004в) показывают, что биологические особенности пыльцы *P. fruticosa* не препятствуют свободному скрещиванию особей разных половых форм, разных ценопопуляций и типов ценопопуляций. Эти факты косвенно свидетельствуют в пользу того, что выделенные группы ценопопуляций не разные виды, как считают некоторые авторы (Löve, 1954; Klackenberg, 1983), а, вероятнее всего, лишь подвиды. Видообразование в данном случае протекает по симпатрическому типу. Дивергенция этих групп ценопопуляций, основанная на разном уровне плоидности, привела к разной структуре изменчивости признаков цветка, но пока, по всей видимости, слабо сказалась на морфометрических показателях и степени коррелированности их друг с другом.

Рассмотренные особенности мужских, женских и обоеполых цветков гетероморфных ценопопуляций показывают достаточно четкое их разделение по морфометрическим показателям и структуре изменчивости признаков. Нами ранее (Годин, 2004а) была показана достоверная разница между размерами частей околоцветника и андроцея у мужских, женских и обоеполых цветков. Следует отметить, что хотя в целом наблюдается уменьшение размеров околоцветника в ряду мужские — женские — обоеполые цветки, при сравнении разных ценопопуляций такой четкой закономерности не отмечается: женские цветки некоторых ценопопуляций крупнее, чем мужские цветки в других ценопопуляциях (рис. 1). Интересно отметить, что в каждой ценопопуляции закономерное изменение размеров мужских, женских и обоеполых цветков проявляется достаточно четко без исключений.

Анализ вариабельности признаков показал сходный характер варьирования на эндогенном уровне и разный внутри ценопопуляции. По всей видимости, сходный характер варьирования признаков в пределах кустов разных половых типов обусловлен одинаковыми причинами этого разнообразия у мужских, женских и обоеполых растений: пластичностью процессов онтогенеза; влиянием на морфогенез флуктуаций светового, температурного и водного режимов внутри кроны куста; различным возрастом ветвей и взаимодействием всех перечисленных причин. Наблюдающаяся дифференциация в варьировании признаков внутри ценопопуляции, по нашему мнению, связана с разной нормой реакции растений различного полового статуса вследствие разнонаправленных процессов естественного отбора для мужских, женских и обоеполых особей.

Анализ корреляционной структуры показывает сходный характер комплексирования признаков у цветков разных половых типов. Образование одних и тех же плеяд связано, по всей видимости, с аллометрическим ростом различных частей цветка. Как показали наши исследования (Годин, 2003), у цветков разных половых типов на разных стадиях раскрывания наблюдается увеличение размеров венчика, длины тычиночных нитей и завязей. Разное время остановки роста одних частей, в то время как другие продолжают расти, причина образования выделенных плеяд у цветков *P. fruticosa*. Аналогичный характер развития мужских, женских и обоеполых цветков приводит к образованию общих плеяд и довольно сходной структуры связей между признаками. По всей видимости, объединение большинства корреляционных матриц в единую группу (рис. 3) связано с тем, что изменения средних значений признаков более значительны, чем взаимосвязи между ними (Завадский, Колчинский, 1977). Возможно, перестройки морфологических признаков в связи с половой дифференциацией у *P. fruticosa* в большей степени затронули изменения значений самих признаков и отчасти их вариабельности и в меньшей степени они сказались на корреляциях между ними.

Из приведенных данных видно, что в гетероморфных ценопопуляциях *P. fruticosa* существует «разделение труда» между особями разных половых типов, с четко очерченными морфологическими различиями. Каждый из этих типов особей выполняет свою функциональную роль, по-разному специализирован к меняющимся условиям среды в пространстве. Разный уровень изменчивости и скоррелированности признаков может выступать как следствие таких различий. Описанная дифференциация ценопопуляции повышает ее пластичность и целостность. Полиморфизм указанного типа Н. В. Тимофеев-Ресовский (Тимофеев-Ресовский и др., 1973) назвал адаптационным.

Во второй половине XX в. была сформулирована теория дихронной эволюции полов (Геодакян, 1977, 1978, 1998). Одним из ее положений является следующее. Основные параметры раздельнополой популяции — фенотипическое разнообразие, соотношение половых форм и половой диморфизм — тесно связаны с условиями среды: в благоприятных условиях они уменьшаются (стабилизация), а в экстремальных, требующих повышенной эволюционной пластичности, — растут. Резкие изменения среды отражаются, прежде всего, на экологической подсистеме — на мужских особях, и поэтому резкие изменения половой структуры популяций свидетельствуют об экологическом неблагополучии.

Обоеполые особи, входящие в состав гетероморфных ценопопуляций *P. fruticosa*, повышают ее адаптивный потенциал и увеличивают возможность выживания ценопопуляции при меняющихся условиях окружающей среды. Дело в том, что только обоеполые особи способны вернуться к автофилии при неблагоприятных условиях для успешного опыления женских особей мужскими и/или обоеполыми. Хотя автофилия и является в известной степени «суррогатом» аллофилии, тем не менее она гарантирует опыление. Это дает возможность обоеполым растениям сохраняться и распространяться в новых для вида условиях произрастания. С этой точки зрения, ценопопуляция, в состав которой входят женские, мужские и обоеполые растения, является наиболее гибкой и может под действием естественного отбора изменять стратегию размножения, что способствует ее сохранению (Годин, 2002).

Рассмотренные особенности особей разных половых форм в гетероморфных ценопопуляциях дают возможность сопоставить их с половым спектром этих ценопопуляций в условиях двух подпровинций Горного Алтая. Центральный и Юго-Восточный Алтай отличаются друг от друга комплексом физико-географических особенностей (Куминова, 1960). При разной требовательности половых форм к условиям окружающей среды мужские, женские и обоеполые растения специфическим образом реагируют на эти условия. Эти реакции отражаются не только на структуре изменчивости и коррелированности признаков, но и на половом спектре ценопопуляций. При увеличении согласованной изменчивости признаков цветка наблюдается увеличение доли обоеполых растений в ценопопуляции и уменьшение доли мужских растений. У цветков женских растений (Годин, 2005б) изменчивость и скоррелированность признаков цветка выше в Центральном Алтае (CV = 25.2 % и $R^2_m = 0.194$), чем у цветков Юго-Восточного Алтая (CV = 21.5 % и $R^2_m = 0.147$). В неблагоприятных условиях повышаются размах варьирования и уровень взаимосвязей у большинства признаков различных организмов. По всей видимости, изменение общей и согласованной изменчивости признаков женского цветка свидетельствует о более благоприятных условиях для произрастания и существования женских растений в условиях Юго-Восточного Алтая. Все это, в свою очередь, вероятно, способствует увеличению доли женских растений в ценопопуляциях Юго-Восточного Алтая (Годин, 2004б).

Выводы

1. По особенностям структуры изменчивости признаков цветка и половому спектру у *P. fruticosa* четко выделяются 2 типа ценопопуляций: мономорфные и гетероморфные.
2. В гетероморфных ценопопуляциях *P. fruticosa* наблюдается «разделение труда» между особями разных половых типов, с четко очерченными морфологическими и функциональными различиями в связи с неодинаковой специализацией к меняющимся условиям среды в пространстве.
3. Каждая половая форма по-разному специализирована к условиям роста и развития, что отражается на общей и согласованной изменчивости и приводит к варьированию полового спектра ценопопуляции в различных эколого-фитоценотических условиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Геодакян В. А. Количество пыльцы как регулятор эволюционной пластичности перекрестноопыляющихся растений // Докл. АН СССР. 1977. Т. 234. № 6. С. 1460—1463.

Геодакян В. А. Количество пыльцы как передатчик экологической информации и регулятор эволюционной пластичности растений // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 5. С. 743—753.

Геодакян В. А. Эволюционная роль половых хромосом (новая концепция) // Генетика. 1998. Т. 34. № 8. С. 1171—1184.

Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) в естественных условиях Горного Алтая // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 92—99.

Годин В. Н. Антэкологические особенности половых форм *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, выращиваемого в Новосибирске // Раст. ресурсы. 2003. Вып. 4. С. 68—76.

Годин В. Н. Морфология цветков *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) в связи с половой дифференциацией // Бот. журн. 2004а. Т. 89. № 3. С. 123—130.

Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* в условиях Горного Алтая и Республики Тыва // Методы популяционной биологии. Матер. VII Всерос. популяц. семинара. Сыктывкар, 2004б. С. 43—45.

Годин В. Н. Биологические особенности пыльцы *Pentaphylloides fruticosa* в связи с половой дифференциацией при интродукции // Бот журн. 2004в. Т. 89. № 4. С. 631—638.

Годин В. Н. Изменчивость признаков цветка *Pentaphylloides fruticosa* в Центральном и Юго-Восточном Алтае. 1. Мономорфные ценопопуляции // Бот. журн. 2005а. Т. 90. № 4. С. 563—574.

Годин В. Н. Изменчивость признаков цветка *Pentaphylloides fruticosa* в Центральном и Юго-Восточном Алтае. Сообщение 2. Гетероморфные ценопопуляции // Бот. журн. 2005б. Т. 90. № 5. С. 665—668.

Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М., 1984. 182 с.

Животовский Л. А. Популяционная биометрия. М., 1991. 271 с.

Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Л., 1977. 236 с.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.

Семериков Л. Ф., Глотов Н. В., Животовский Л. А. Пример эффективности анализа обобщенной дисперсии признаков древесных растений // Экология. 1987. № 1. С. 22—26.

Старшова Н. П. Программно-методические подходы к исследованию половой дифференциации (на примере *Silene borysthenica* (Grun.) Watterns) // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений: Тр. БИН РАН. СПб., 1993. Вып. 8. С. 64—75.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М., 1973. 278 с.

Шереметьев С. Н. О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 5. С. 561—571.

Klackenberg J. The holarctic complex *Potentilla fruticosa* (*Rosaceae*) // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. N 2. P. 181—191.

Löve A. Cytotaxonomical remarks on some American species of circumpolar taxa // Svensk Bot. Tidskr. 1954. Bd 48. N 2. S. 211—232.

SUMMARY

A comparison of morphometric parameters, degree of their variability and correlation structure of characters of the flowers in mono- and heteromorphic coenopopulations of *Pentaphylloides fruticosa* has been carried out. Specificity of the variability of parameters in flowers of different sexual types in the same plant, within and between coenopopulations has been found out. It has been shown that the separation of monomorphic coenopopulations of *P. fruticosa* in a rank of subspecies is possible on the basis of a variability structure of floral characters sex ratio of coenopopulations. In heteromorphic coenopopulations of *P. fruticosa* «division of labour» between individuals of different sexual types characterized by clear morphological differences, each of which has its own functional role and is variously specialized to varying environmental conditions in space, is discussed.

УДК 581.33.2 : 582.542 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 6

© И. Г. Левичев,[1] С. М. Маассуми[2]

СРАВНЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ СПОРОДЕРМЫ *GAGEA LUTEA* И *G. NAKAIANA* (*LILIACEAE*)

I. G. LEVICHEV, S. M. MAASSOUMI. COMPARISON OF SPORODERM FEATURES OF *GAGEA LUTEA* AND *G. NAKAIANA* (*LILIACEAE*)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[2] Университет им. Рази, кафедра защиты растений, факультет сельского хозяйства
67155, Керманшах, Иран, пр. Имама
Поступила 30.12.2004

Излагаются результаты изучения пыльцевых зерен *Gagea lutea* и *G. nakaiana* с помощью светового (СМ), сканирующего (СЭМ) и трансмиссионного электронных микроскопов (ТЭМ).

Ключевые слова: пыльцевые зерна, ультраструктура спородермы, автохтонное видообразование, *Gagea*.

На основании анализа морфологических признаков и их возрастной изменчивости в онтогенезе у наиболее известного представителя европейских гусиных луков *Gagea lutea* (L.) Ker-Gawl. и его дальневосточного габитуального «двойника»

G. nakaiana Kitag. было сделано заключение о видовой самостоятельности этих двух близкородственных видов (Левичев, 1997, 2002а). При этом была также учтена и ареалогическая составляющая — современные местообитания обоих видов разделяют просторы Западной и Центральной Сибири, Центральной Азии. Трактовка этих двух таксонов отличается диаметрально противоположными оценками у разных авторов, с обзором воззрений которых можно ознакомиться в первой из цитированных выше публикаций.

Настоящее сообщение излагает результаты определения таксономических взаимоотношений обоих видов вне классического морфолого-экологического подхода. С использованием различных методов микроскопирования изучены ультраструктура и ультраскульптура оболочки пыльцевых зерен. Оболочки пыльцы *G. lutea* частично изучались ранее (Косенко, Левичев, 1988; Maassoumi, 2003; Мейер-Меликян, Маассуми, 2004), исследования *G. nakaiana* и сравнение палинологических характеристик этих видов выполнены впервые.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили следующие гербарные образцы: *G. lutea* — Россия, Санкт-Петербург, Ботанический сад, 20.04.2002, В. В. Михайлова (LE); *G. nakaiana* — Россия, Хабаровский край, 6.05.1996, И. Г. Левичев (LE). Живые дубликаты этих образцов культивируются в живой коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург (Левичев, 2002б).

Для световой микроскопии материал подвергался ацетолизной обработке и заключался в глицерин-желатин (Erdtman, 1943). Измерения проводились с помощью окуляр-микрометра при увеличении ×400. Каждый признак измерялся на 25 пыльцевых зернах и вычислялось его среднее значение (Мейер-Меликян, Маассуми, 2004). Морфометрические данные приведены в таблице.

Для сканирующего электронного микроскопа необработанные пыльцевые зерна монтировались на металлические столики и напылялись сплавом Au/Pb с помощью ионно-распылительной установки Eiko IB-3 ION COATER. Исследование поверхностной скульптуры и фотографирование выполнено с помощью сканирующего электронного микроскопа Hitachi S-405A (см. таблицу-вклейку, *1—6*).

Для трансмиссионного электронного микроскопа материал фиксировался в 1%-м растворе OsO_4, выдерживался при температуре +4 °С, обезвоживался спиртом и ацетоном, окрашивался раствором уранил-ацетата в 70%-м спирте и заключался в смесь эпонов по стандартной методике (Уикли, 1977). Для заливки использовалась смесь смол: (Epon 812, Epon Härter DDSA, Epon Härter MNA) с отвердителем. Материал выдерживался 2 сут. в термостате при температуре +60 °С, с помощью ультратома LKB 8800 ULTROTOME III выполнялись ультратонкие срезы, которые контрастировались цитратом свинца по Рейнолдсу (Гайер, 1978). Изучение и фотографирование выполнено трансмиссионным электронным микроскопом JEOL JEM-100B (см. таблицу-вклейку, *7—10*).

Результаты и обсуждение

Характеристики пыльцевых зерен исследованного образца *G. lutea* повторили параметры, указывавшиеся ранее (Косенко, Левичев, 1988; Мейер-Меликян, Маассуми, 2004) из других пунктов ареала этого вида.

Палиноморфологические характеристики *G. lutea* и *G. nakaiana*

Признаки	*G. lutea*	*G. nakaiana*
Размер пыльцевых зерен (P, E), мкм	50.0—70.0 × 35.0—45.0	46.3—62.5 × 25.0—38.8
P/E	0.66	0.57
Поверхность экзины	Извилисто-бугорчато-редкоямчатая	Извилисто-бугорчато-редкоямчатая
Поверхность мембраны борозды	Бугорчатая	Бугорчатая
Стенки сетки	Сплошные	Сплошные
Размер ячей сетки, мкм	0.1—1.0	0.1—0.7
Толщина эктэкзины, мкм	1.8—2.1	0.7—1.6
Толщина покрова, мкм	0.8—1.0	0.5—0.8
Микрорельеф	Неровный, бугорчатый	Неровный, бугорчатый
Высота, ширина столбиков, мкм	0.4—0.5; 0.3—0.4	0.2; 0.3
Форма и диаметр головки, мкм	Эллипсоидальная (высота 1.0, ширина 0.4), выпукло-вогнутая	Эллипсоидальная (высота 0.6—0.8, ширина 0.3), неправильно-выпукло-вогнутая
Толщина подстилающего слоя, мкм	0.6—0.7	0.3—0.5
Эндэкзина	Отсутствует	Прерывистая, тонкая
Толщина интины, мкм	0.6	1.9—2.3
Толщина интины в области борозды, мкм	1.6, содержит электронно-плотные включения	2.7, не содержит электронно-плотные включения
Толщина эктинтины, мкм	Отсутствует	Содержит электронно-плотные включения, 1.2—1.6
Толщина эндинтины, мкм	»	Волокнистая, 0.9—1.1

Пыльцевые зерна исследованных видов дистально-1-бороздные, лодочковидные, в очертаниях с полюса — эллиптические, борозда доходит до обоих концов пыльцевого зерна (см. таблицу-вклейку, *1*, *2*). Поверхность экзины — извилисто-бугорчато-редкоямчатая (см. таблицу-вклейку, *3*, *4*), мембрана борозды — бугорчатая (см. таблицу-вклейку, *5*, *6*), строение стенок сетки — сплошное, ямки — мелкие.

Пыльцевые зерна *G. nakaiana* проявили очень высокое подобие и сходство по всем изученным параметрам с *G. lutea*, но статистически и качественно между пыльцой этих видов установлено достаточно характерных различий (см. таблицу, таблицу-вклейку).

Незначительно, но стойко длина полярной оси (P) и величина экваториального диаметра (E), как и все прочие размерные характеристики пыльцевых зерен *G. nakaiana*, уступают таковым пыльцы *G. lutea*. Установлены различия в толщине эктэкзины (толщине покрова и подстилающего слоя, высоте и ширине столбиков) и сходство в форме головок столбиков и микрорельефе скульптурных элементов бугорчатой поверхности (см. таблицу-вклейку, *7*—*10*). В строении и в характеристиках интины вне апертурной части отмечено обратное соотношение — *G. nakaiana* обладает более толстым слоем интины, которая к тому же четко разделена на экт- и эндинтину (см. таблицу-вклейку, *9, 10*).

Заключение

Результаты палинологических сравнений однозначно подтверждают близкое фенотипическое сходство пыльцы *G. lutea* и *G. nakaiana*. Это подобие, как и значительное габитуальное сходство морфологических и возрастных особенностей структуры и признаков ежегодно сменяющихся дициклических побегов на всех возрастных этапах онтогенеза этих видов, убедительно свидетельствует об их генетическом родстве. Однако как и установленные индивидуальности морфологии (Левичев, 1997), так и минимизация размерных характеристик пыльцы *G. nakaiana* и в особенности структурная модификация ее интины позволяют обоснованно констатировать видовую самостоятельность этих исторически давно территориально разобщенных таксонов. Центры современного разнообразия рода *Gagea* расположены на западных отрогах Памиро-Алая и Западного Тянь-Шаня (Levichev, 1999). Центр возникновения рода, вероятнее всего, также находится в этом регионе. Согласно концепции неотенизации (Левичев, 2003), *G. lutea* и *G. nakaiana* являются малонеотенизированными таксонами, а следовательно, их исторический возраст ненамного меньше возраста рода. Из этого следует, что сформировавшийся на территории Центральной Азии таксон «prolutea-nakaiana» иррадиировал на равнины Европы и Азии и, распространяясь в разных направлениях, достиг крайних, ограниченных океанами областей ареала рода, где автохтонно и сформировались рассматриваемые сегодня виды. Связь между восточным и западным анклавами их гипотетического пращура прервалась давно, что и определило возникновение определенных морфологических и палинологических новообразований у европейско-переднеазиатской *G. lutea* и дальневосточной *G. nakaiana*.

Благодарности

Авторы выражают благодарность за помощь в работе А. П. Меликяну и С. П. Полевой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гайер Г. Электронная гистохимия. М., 1978. 488 с.

Косенко В. Н., Левичев И. Г. Морфология пыльцы родов *Gagea* и *Lloydia* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 965—975.

Левичев И. Г. Обзор рода *Gagea* Salisb. (*Liliaceae*) во флоре Дальнего Востока // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 77—92.

Левичев И. Г. № 7517. *Gagea nakaiana* Kitag. // Список растений Гербария Флоры России и сопредельных государств, издаваемый Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова Российской Академии наук. СПб., 2002а. Т. 29. Вып. 151. С. 37.

Левичев И. Г. Коллекция рода гусиный лук / Под ред. Р. В. Камелина // Растения открытого грунта Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова. Коллекции, экспозиции. СПб., 2002б. С. 228—236.

Левичев И. Г. Об бифациальном и унифациальном строениях листовой пластинки // Ботанические исследования в Азиатской России. Матер. XI съезда Русск. бот. об-ва. Барнаул, 2003. Т. 2. С. 72—74.

Мейер-Меликян Н. Р., Маассуми С. М. Ультраструктура и ультраскульптура оболочки пыльцевых зерен представителей семейства *Liliaceae* Juss. // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 2004. Т. 109. Вып. 1. С. 9—15.

Уикли Б. Электронная микроскопия для начинающих. М., 1977. 324 с.

Erdtman G. An introduction to pollen analysis // Chronica Bot., Waltham MA. 1943. 123 p.

Levichev I. G. Phytogeographical analysis of the genus *Gagea* Salisb. (*Liliaceae*) // Komarovia. 1999. N. 1. P. 45—57.

Maassoumi S. M. Ultrastructure of the pollen grains in the tribes *Lloydieae*, *Lilieae*, *Tulipeae* (*Liliaceae*) // The Third Intern. Conf. Comparative Biology of the Monocotyledons and The Fourth International Symposium on Grass Systematics and Evolution. Ontario, California. 2003. P. 54.

SUMMARY

A high resemblance of pollen grains of *Gagea lutea* and *G. nakaiana* is revealed, the fact being evidential of their genetical affinity in the past. Differences are also found: smaller pollen grains and structural paravariation of the intyne in *G. nakaiana*. Similarly, poorly expressed distinctions in the morphology of these taxa were described earlier (Levichev, 1997). This confirms the specific independence of *G. lutea* and *G. nakaiana*, which have been occurring a long time with a disjunction, in the western and the eastern periphery of the genus geographical range, respectively.

УДК 581.822; 581.84 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 6

© А. Н. Иванова, Е. В. Андронова, А. Л. Шаварда, Л. Е. Муравник

УЛЬТРАСТРУКТУРА СЕКРЕТОРНЫХ КЛЕТОК ЖЕЛЕЗИСТЫХ ВОЛОСКОВ *DROSERA ROTUNDIFOLIA* (*DROSERACEAE*) В КУЛЬТУРЕ *IN VITRO*

A. N. IVANOVA, E. V. ANDRONOVA, A. L. SHAVARDA, L. E. MURAVNIK.
TENTACLE SECRETORY CELL ULTRASTRUCTURE
IN *DROSERA ROTUNDIFOLIA* (*DROSERACEAE*)
PLANTS *IN VITRO*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: alyx@kdl537.spb.edu
Поступила 28.05.2004
Окончательный вариант получен 28.12.2004

Исследована ультраструктура секреторных клеток железистых волосков растений *Drosera rotundifolia* L., выращенных *in vitro*. Ультраструктура этих клеток у регенерантов и растений *D. rotundifolia*, взятых из природы, в целом сходна. Отличия касаются количественных и качественных характеристик лейкопластов: число пластид с пластоглобулами и пластид с ретикулярными обкладками меньше у регенерантов, чем у природных растений в 1.4 и 2.8 раза соответственно. В лейкопластах регенерантов менее развита система внутренних мембран.

Ключевые слова: *Drosera rotundifolia*, плотоядные растения, листовые железки, ультраструктура, культура *in vitro*, морфометрия.

Drosera rotundifolia является широко известным плотоядным растением. Его надземная часть представлена розеткой листьев на длинных черешках. Листовые пластинки округлые, диаметром до 1 см. На адаксиальной поверхности листовых пластинок располагаются многоклеточные железистые волоски, состоящие из длинной ножки и слегка вытянутой головки. Головки покрыты ловчей слизью, которая удерживает мелких беспозвоночных, попавших на лист. Помимо полисахаридной слизи клетки головки секретируют гидролитические ферменты для переваривания добычи. У большинства видов *Drosera* головки железистых волосков окрашиваются в красный цвет благодаря накоплению в секреторных клетках различных пигментов: флавонов, антоцианинов, каротиноидов и нафтохинонов (Juniper et al., 1989).

Ранее ультраструктура клеток головки изучалась в связи с особенностями клеток, обеспечивающих плотоядность: секрецией слизи и гидролитических ферментов, поглощением продуктов переваривания (Juniper et al., 1989; Муравник, 2000), а также в связи с синтезом некоторых вторичных метаболитов фенольной природы (Муравник, Иванова, 2002, 2003, 2004а, б). Основными структурами, участвующими в синтезе фенолов, являются лейкопласты, эндоплазматический ретикулум и митохондрии (Васильев, 1977; Муравник, Иванова, 2003, 2004а, б).

В данной работе описана ультраструктура секреторных клеток железистых волосков у растений *D. rotundifolia*, выращенных в условиях *in vitro*. Сравнение с ранее изученными растениями, взятыми из природы, позволит определить, можно ли использовать культуральные образцы для изучения ультраструктурных особенностей секреторных клеток, участвующих в синтезе вторичных метаболитов.

Материал и методика

В качестве объектов исследования использовали растения *Drosera rotundifolia* L., выращенные в культуре *in vitro*.

Семена росянки перед посадкой на питательную среду стерилизовали в разбавленном растворе хлорного отбеливателя «Ace» (60 мл отбеливателя в 1 л автоклавированной дистиллированной воды) в течение 7—10 мин. Семена и проростки культивировали на питательной среде, содержавшей половинную концентрацию микро- и макросолей (1/2 MS: Murashige, Skoog, 1962) витамины PP, B_1 и B_6 — по 1 мг/л, $FeSO_4 \times 7 H_2O$ — 27.8 мг/л, Na_2 EDTA — 37.3 мг/л, 2 % сахарозы, 1 % агара. Используя 1N KOH, pH среды доводили до 5.6—5.8. Питательную среду разливали в пробирки и стерилизовали автоклавированием. Сосуды с семенами держали в термостате при 20 °C в темноте, после появления проростков их культивировали в условиях фотопериода 16/8 ч день/ночь.

Для микроклонального размножения в качестве эксплантов использовали листья проростков в возрасте 5 мес. Экспланты высаживали на среду MS, содержащую витамины PP, B_1, B_6 (по 1 мг/л), 27.8 мг/л $FeSO_4 \times 7H_2O$, 100 мг/л мезоинозита, 2 мг/л бензиламинопурина, 0.5 мг/л НУК, 2 % сахарозы и 1 % агара; pH среды составлял 5.8. Сосуды с листьями содержали на свету в течение 6—9 мес. Регенеранты, сформировавшиеся в культуре тканей, пересаживали на среду 1/2 MS для их дальнейшего развития и последующего изучения.

Для электронной микроскопии материал фиксировали по стандартной методике смесью 2.5 % глутарового альдегида и 2 % параформальдегида с постфиксацией 2 % четырехокисью осмия. В качестве заливочной среды использовали смесь эпона с аралдитом. Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме Ultracut-E (Reichert, Австрия) и изучали в электронном микроскопе Hitachi-600 (Hitachi, Япония).

Для получения ультраструктурных характеристик клеток препараты фотографировали при увеличении 15 000—30 000. Линейные размеры и площади сечений клеток, органелл и их компонентов (пластоглобул, тилакоидов, ретикулярных футляров) определяли с помощью программы анализа изображений *ImageTool*. Повторность измерений в каждом варианте составила 15—30. Средние арифметические значения, стандартные отклонения и ошибки среднего арифметического рассчитывали для 5%-го уровня значимости.

Результаты исследования

Морфология растений, выращенных в культуре in vitro

Регенеранты имеют сформированные розетки листьев, листовые пластинки которых несут железистые волоски. Головки волосков покрыты слизью. Окраска головок менее яркая, чем у природных растений.

Ультраструктурная характеристика секреторных клеток железистых волосков растений, выращенных в культуре in vitro

Оболочка секреторных клеток покрыта кутикулой, толщина которой составляет 0.06 ± 0.01 μм. В ней выявляются поры диаметром 0.06 μм. Наружные периклинальные и антиклинальные стенки имеют протуберанцы. Толщина антиклинальных, наружных и внутренних периклинальных стенок различна. Без учета протуберанцев она составляет в среднем 0.34 ± 0.06, 0.56 ± 0.06 и 0.19 ± 0.01 μм соответственно. В утолщенной верхней части антиклинальных стенок, так же как в наружной периклинальной стенке, выявляется мелкий электронно-плотный осадок.

Содержимое вакуолей представляет собой рыхлую фибриллярную сеть в апикальных клетках головки и глобулярные включения, приуроченные к тонопласту, в латеральных клетках.

В апикальных клетках гранулярный эндоплазматический ретикулум (ГЭР) образует многочисленные стопки или концентрические окружности (см. таблицу-вклейку, *а*). Расположение цистерн ГЭР случайное в латеральных клетках, в некоторых из них выявляется много агранулярных трубочек.

Количество диктиосом невелико. В апикальных клетках обнаруживаются 2—3 диктиосомы на срез, состоящие из 5—8 цистерн. В латеральных клетках они встречаются редко.

Различия в строении апикальных и латеральных клеток касаются и ультраструктуры лейкопластов. В апикальной клетке головки их 3.2 ± 0.5 на срез, в латеральной клетке — 2.2 ± 0.4. Лейкопласты довольно крупные, грушевидной или овальной формы. Они содержат пластоглобулы диаметром от 0.04 до 0.17 μм. Пластоглобулы обнаруживаются в лейкопластах почти исключительно апикальных клеток головки. Обычно зона, где аккумулируются пластоглобулы, ограничена тилакоидом; трубчатый комплекс отсутствует. Строма лейкопластов апикальных клеток средней плотности, иногда с просветлением; в латеральных клетках строма более плотная. Периферический пластидный ретикулум представлен одиночными цистернами (см. таблицу-вклейку, *б*). К наружной мембране лейкопластов часто прилегают цистерны ЭР; в том случае, когда на ретикулярной цистерне, смежной с оболочкой пластиды, отсутствуют рибосомы, наблюдаются контакты мембран элементов ГЭР и оболочки лейкопласта, образующие ретикулярные обкладки пластиды. На основании сравнительного анализа была составлена характеристика пластид секреторных клеток растений разного происхождения (см. таблицу).

Митохондрии удлиненные или округлые. Матрикс средней плотности, иногда с просветлениями. Как в апикальных, так и в латеральных клетках головки отмечаются контакты митохондрий с пластидами. Лейкопласты, контактирующие с митохондриями, имеют ретикулярные обкладки.

Пероксисомы неправильной формы, обычно вытянутые. Их длина в среднем составляет 0.52 ± 0.28, ширина — 0.31 ± 0.07 μм, площадь среза — 0.12 ± 0.07 μм^2.

Сравнительная характеристика лейкопластов в секреторных клетках железистых волосков у растений *Drosera rotundifolia*, выращенных в культуре *in vitro* и произрастающих в природных условиях

Параметры лейкопластов	Регенеранты	Растения из природных условий*
Число на срез клетки	2.5 ± 0.4	2.17 ± 0.20**
Длина, μм	1.15 ± 0.07	1.20 ± 0.05*
Ширина, μм	0.65 ± 0.04	0.57 ± 0.03*
Отношение длины к ширине	1.89	2.32*
Периметр, μм	3.34 ± 0.18	3.30 ± 0.12*
Площадь среза, μм^2	0.68 ± 0.07	0.58 ± 0.04*
Трубчатый комплекс	Не обнаружен	Присутствует*
Парциальный объем полости тилакоидов, %	16.21 ± 0.87	8.99 ± 5.58*
Диаметр пластоглобул, μм	0.08 ± 0.01	0.08 ± 0.01*
Парциальный объем пластоглобул в пластидах, %	4.47 ± 1.47	5.22 ± 1.03*
Доля срезов пластид с пластоглобулами от общего числа срезов пластид в клетке, %	43.0	62.5
Отношение длины обкладки к периметру пластиды, %	17.36 ± 3.68	20.76 ± 3.11*
Доля пластид с обкладкой от общего числа пластид 1 клетки, %	6.8	47.0

Примечание. Для анализа использованы данные: * — Муравник, Иванова, 2004а, ** — Муравник, Иванова, 2003.

В апикальной клетке обнаруживаются до 5 пероксисом на срез, в латеральных клетках они встречаются редко.

Липидные капли довольно крупные (0.28 ± 0.13 μм^3), встречаются почти исключительно в латеральных клетках, в среднем 4.8 ± 0.6 на срез клетки.

Гиалоплазма плотная, что обусловлено, возможно, излиянием содержимого вакуолей в цитоплазму в момент фиксации.

Обсуждение

Количественный (морфометрический) анализ ультраструктуры секреторных клеток железистых волосков не выявил статистически достоверных отличий регенерантов от природных растений *Drosera rotundifolia* (Муравник, Иванова, 2003, 2004а). Так, не обнаружено существенной разницы в толщине кутикулы, в строении клеточных стенок. Совпадают характер отложения осадка в вакуолях и распределение эндоплазматического ретикулума. Митохондрии у регенерантов, так же как у природных растений, иногда контактируют с лейкопластами.

Существенные различия обнаружены лишь при сравнении количественных характеристик лейкопластов. В секреторных клетках именно пластиды представляют особый интерес, поскольку они являются наиболее важными структурами для синтеза многих вторичных метаболитов (Васильев, 1977; Cheniclet, Carde, 1985). Общее число и размер лейкопластов секреторных клеток сходны у растений, выращенных в культуре *in vitro* и взятых из природы. Однако доля пластид, имеющих обкладки и/или пластоглобулы, у регенерантов значительно ниже.

У регенерантов лейкопласты более округлые, поэтому суммарная площадь поверхности пластид у регенерантов меньше, что, возможно, связано с невысоким уровнем синтеза вторичных метаболитов. Так, у представителей сем. *Droseraceae* обнаружена положительная корреляция между уровнем синтеза нафтохинонов (Durand, Zenk, 1974) и площадью поверхности пластидома (Муравник, Иванова, 2003).

Наличие у пластиды контакта с ретикулумом, очевидно, является показателем ее синтетической активности. Этот факт подтверждается при сравнении ультраструктуры секреторных клеток видов *Drosera* с различным содержанием 1,4-нафтохинонов (Муравник, Иванова, 2004a). Для лейкопластов природных растений *D. rotundifolia* характерны самые длинные в роде *Drosera* ретикулярные обкладки (Муравник, Иванова, 2004a). Протяженность обкладок у природных растений и регенерантов практически не различается, однако количество лейкопластов, имеющих ретикулярные обкладки, у регенерантов в 7 раз меньше (см. таблицу). Меньшее количество пластид с обкладками у регенерантов может свидетельствовать о меньшем уровне синтеза вторичных метаболитов при культивировании растений *in vitro*.

У регенерантов по сравнению с природными растениями меньше развита система внутренних мембран лейкопластов. В частности, у регенерантов не был обнаружен трубчатый комплекс (сложная сеть каналов, образованных внутренними мембранами пластид), который довольно часто встречается в пластидах природных растений *D. rotundifolia* (Муравник, Иванова, 2004a). Это специфическое внутрипластидное образование встречается преимущественно у тех видов *Drosera*, железки которых имеют интенсивную красную окраску (Муравник, Иванова, 2004a). Головки железок у растений *D. rotundifolia*, выращенных в культуре, были менее яркими, чем у природных растений. Возможно, именно отсутствие трубчатого комплекса в пластидах связано с меньшим уровнем содержания красных пигментов в секреторных клетках головки.

Не выявляется существенных различий между регенерантами и природными растениями в числе, диаметре и парциальном объеме пластоглобул в пластидах, однако в клетках регенерантов обнаружено в полтора раза меньше срезов пластид, на которых есть пластоглобулы. Наличие пластоглобул в строме может свидетельствовать о накоплении терпеноидов (Heinrich et al., 1980). На основании этого можно предположить, что содержание вторичных метаболитов в клетках регенерантов меньше, чем у природных растений.

У растений, выращенных в культуре, так же как и у взятых из природных условий, лейкопласты апикальных и латеральных клеток головки имеют различную ультраструктуру. В апикальных клетках лейкопласты содержат пластоглобулы и развитую систему внутренних мембран, тогда как в латеральных клетках они имеют значительно более плотную строму и в них отсутствуют пластоглобулы и мембранные образования. Подобные различия морфологии пластид найдены у секреторных клеток терпеноидогенных растений: пластиды из клеток, секретирующих как гидрофобные, так и гидрофильные вещества, имеют развитую систему внутренних мембран и разнообразные включения, а пластиды в клетках, вырабатывающих только гидрофобный секрет, лишены тилакоидов и трубчатого комплекса (Kolalite et al., 2003). Различия в ультраструктуре пластид секреторных клеток головок *D. rotundifolia* подтверждают их различную функциональную направленность: апикальные клетки секретируют преимущественно полисахаридную слизь, а латеральные специализированы на производстве вторичных метаболитов (Муравник, Иванова, 2003).

Проведенный сравнительный анализ ультраструктуры секреторных клеток железистых волосков растений *D. rotundifolia*, выращенных в культуре *in vitro* и взятых из природных условий, показал, что они статистически достоверно различаются только по количественным параметрам лейкопластов. В клетках регенерантов было обнаружено меньше пластид, имеющих ретикулярные обкладки и содержащих пластоглобулы. Помимо этого система внутренних мембран лейкопластов регенерантов развита слабее. Причины этих различий станут предметом дальнейшей работы. Возможно, они связаны с меньшим уровнем синтеза пигментов и других вторичных метаболитов при выращивании в условиях культуры *in vitro*. Сходство в строении и распределении в клетках головки железистых волосков основных компонентов, связанных с синтезом вторичных метаболитов фенольной природы — лейкопластов, эндоплазматического ретикулума и митохондрий, — позволит использовать полученные в культуре *in vitro* растения *D. rotundifolia* для изучения ультраструктурных основ биосинтеза этих веществ.

Благодарности

Авторы выражают благодарность О. В. Яковлевой за ценные критические замечания при подготовке статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-48806).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. В. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.

Муравник Л. Е. Влияние стимуляции на ультраструктуру секреторных клеток железистых волосков некоторых представителей рода *Drosera* // Физиология растений. 2000. Т. 47. № 4. С. 614—623.

Муравник Л. Е., Иванова А. Н. Ультраструктурная характеристика секреторных клеток листовых железок растений *Droseraceae* в связи с синтезом нафтохинонов. 1. Вакуоли и клеточная оболочка // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 11. С. 16—25.

Муравник Л. Е., Иванова А. Н. Ультраструктурная характеристика секреторных клеток листовых железок растений *Droseraceae* в связи с синтезом нафтохинонов. 2. Цитоплазма // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 1. С. 59—68.

Муравник Л. Е., Иванова А. Н. Сравнительная характеристика пластид железистых волосков представителей рода *Drosera* (*Droseraceae*) в связи с синтезом нафтохинонов // Бот. журн. 2004а. Т. 89. № 4. С. 543—557.

Муравник Л. Е., Иванова А. Н. Ультраструктурные основы синтеза красных пигментов в железках представителей рода *Drosera* // Бот. журн. 2004б. Т. 89. № 12. С. 1878—1889.

Cheniclet C., Carde J.-P. Presence of leucoplasts in secretory cells and of monoterpenes in the essential oil: a correlative study // Isr. J. Bot. 1985. Vol. 34. P. 219—238.

Durand R., Zenk M. H. The homogentisate ring-cleavage pathway in the biosynthesis of acetate-derived naphthoquinones of the *Droseraceae* // Phytochemistry. 1974. Vol. 12. P. 1483—1492.

Heinrich G., Schultze W., Wegener R. Zur Kompartimentierung der Synthese von Mono- und Sesquiterpenen des eltherischen Cells bei *Poncirus trifoliata* // Protoplasma. 1980. Vol. 103. P. 115—130.

Juniper B. E., Robins R. J., Joel D. M. The carnivorous plants. London, 1989. 353 p.

Kolalite M. R., Ivanova A. N., Koteeva N. K. Ultrastructure of plastids in terpene secreting plants belonging to different systematic groups // Abstr. 16th Int. Symp. Biodiversity and Evol. Biol. September 21—27, Frankfurt am Main. 2003. P. 181.

Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays tobacco tissue cultures // Physiol. Plant. 1962. Vol. 15. P. 473—497.

SUMMARY

The ultrastructure of tentacle secretory cells in *Drosera rotundifolia* plants grown *in vitro* was studied. It was found that the ultrastructure of these cells is similar to that in wild plants. However qualitative and quantitative characteristics of leucoplasts are differrent: the number of plastids with plastoglobuli and plastids with reticular sheaths is respectively 1.4 and 2.8 times less in regenerants than in wild plants. The internal membrane system is poorer developed in regenerants than in wild plants.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.275.5

© К. Л. Виноградова

ВИДЫ *CERAMIUM* (*CERAMIACEAE*, *RHODOPHYTA*) В СЕВЕРНЫХ МОРЯХ РОССИИ

K. L. VINOGRADOVA. *CERAMIUM* SPECIES (*CERAMIACEAE*, *RHODOPHYTA*) IN THE RUSSIAN NORTHERN SEAS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 09.02.2005

В результате критического пересмотра установлено, что во флоре северных морей России род *Ceramium* представлен только 2 бореальными видами — *C. deslongchampii* и *C. virgatum*, которые в российском секторе Северного Ледовитого океана не выходят за пределы высокобореальных вод — Белого и материкового побережья Баренцева морей — и составляют здесь североатлантический элемент флоры. По изученным материалам дается описание этих видов.

Ключевые слова: *Ceramium*, *Rhodophyta*, видовой состав, северные моря, Россия.

Ceramium — один из крупных родов *Rhodophyta*, наибольшее видовое разнообразие которого сосредоточено в тропических морях. В бореальных водах Атлантического и Тихого океанов по мере продвижения на север количество видов уменьшается.

Представления о видовом составе рода *Ceramium* во флоре российских морей Северного Ледовитого океана основываются на данных полувековой давности. В высокобореальных водах Баренцева и Белого морей указывалось 9 видов *Ceramium* (Зинова, 1955; Виноградова, 1964). В арктических морях России род не отмечался, за исключением единственной находки в Чукотском море. Здесь представитель рода был обнаружен в виде обрывков веточек и условно определен как *C. arborescens* (Виноградова, 1977) по сходству в строении коровых поясков. Однако по единственной фрагментарной находке невозможно точно идентифицировать вид, так же как невозможно судить о том, действительно ли вид присутствует во флоре данного моря. Скорее всего, это занесенные сюда обрывки слоевища какого-то тихоокеанского вида *Ceramium* (возможно, *C. kondoi* Yendo).

В настоящей статье представлены результаты таксономической и флористической ревизии видов *Ceramium* в северных морях России. В отличие от существующих представлений установлено, что здесь достоверно присутствуют только 2 вида рода — *C. deslongchampii* и *C. virgatum* (= *C. rubrum*), обзор которых дается ниже.

Материал

Материалом для ревизии послужили коллекции Гербария Ботанического институт им. В. Л. Комарова РАН (LE), включающие в себя сборы Е. С. Зиновой, А. Д. Зиновой, А. А. Калугиной, К. Л. Виноградовой и др., на основе которых сделаны указания тех или иных видов *Ceramium* в российском секторе Арктики. Для сравнительного анализа были привлечены коллекции из различных районов северной Атлантики. На основе многочисленных материалов проанализирован полиморфизм видов, обусловленный возрастной и сезонной изменчивостью признаков.

Результаты и обсуждение

В группе видов, имеющих кору в виде поясков на сочленениях клеток основной оси, для Баренцева и Белого морей указывались *C. deslongchampii* Chauvin ex Duby (Е. Зинова, 1927; Зинова, 1955), *C. diaphanum* (Lightf.) Roth (Зинова, 1955; Виноградова, 1964), *C. strictum* Grev. et Harv. (Е. Зинова, 1925; 1929б; Зинова, 1955; Калугина, 1959), *C. tenuissimum* (Lyngb.) J. Ag. (Е. Зинова, 1927; 1929б; Зинова, 1955). Изучение многочисленных материалов, многократно собранных различными коллекторами в этом флористически хорошо изученном регионе, позволяет говорить о присутствии здесь только одного вида из вышеназванных — *Ceramium deslongchampii*. Указания остальных трех видов не подтвердились. Во всех изученных коллекциях образцы этих видов отсутствуют. Многие образцы, которые содержали бы пометки авторов литературных указаний и по которым можно было бы проверить правильность последних, не обнаружены, а те, что имеются, оказались определенными ошибочно и относятся к тому или иному из распространенных здесь 2 видов рода. Так, единственный образец, по которому Калугина (1959) указывает *C. strictum* в Белом море, представляет собой *C. deslongchampii*, *C. diaphanum*, отмеченный Виноградовой (1964) на Мурмане, относится к *C. virgatum*.

Ceramium deslongchampii — один из наиболее легко определяемых видов рода. Отличия от других видов заключаются в строении коровых поясков, характере апикальных частей веточек и расположении тетраспорангиев (см. описание).

Судя по литературным данным, *C. deslongchampii* имеет широкое распространение, включая тропические воды Мирового океана. Так, он отмечен в Индийском океане (Silva et al., 1996). Не имея возможности подтвердить или опровергнуть те или иные сведения о распространении вида, важно подчеркнуть, что он является характерным представителем североатлантической флоры. Вдоль побережья Европы вид распространен от северной Норвегии до северной Испании, заходит в Черное море. На побережье Северной Америки известен от Лабрадора до Лонг-Айленда. В бореальных водах Тихого океана он практически отсутствует, зарегистрировано лишь единственное местонахождение вида в заливе Петра Великого Японского моря (Перестенко, 1994). Таким образом, *C. deslongchampii* может быть типифицирован как широко бореальный атлантический вид.

В северных морях России *C. deslongchampii* относится к разряду редких, удалось зафиксировать только несколько местонахождений на материковом побережье Баренцева моря и в Белом море. Особенности распространения — отсутствие в арктических водах, редкая встречаемость в высокобореальных морях Северного Ледовитого океана — показывают, что эти районы представляют собой северную границу ареала вида и что он несомненно относится к североатлантическому элементу ледовитоморской флоры.

Из группы видов со сплошным коровым слоем в литературе по флоре Баренцева и Белого морей фигурировали следующие видовые названия: C. *rubrum* (Huds.) Ag., *C. rubrum* f. *decurrens* J. Ag., *C. circinatum* (Kütz.) J. Ag., *C. secundatum* Lyngb.. *C. arborescens* J. Ag., *C. areschougii* Kylin (Зинова, 1955; Виноградова, 1964). Позднее 2 последних вида, имеющие сплошную кору только в нижних частях слоевища.

были включены в *C. circinatum* (Шошина, 1981). В северных районах Атлантики в свое время была описана многочисленная группа видов, у которых сплошная кора развивается не по всему слоевищу. Это *C. arborescens*, *C. areschaugii*, *C. fruticulosum* (Kütz.) J. Ag., *C. penicillatum* Aresch. sensu Kylin, *C. rescissum* Kylin и др. Е. В. Шошина (1981), проанализировав на беломорском материале таксономический вес признаков, по которым были выделены эти виды, пришла к справедливому заключению об их конспецифичности и о наличии в Белом море одного вида *Ceramium* с частично развитой сплошной корой, который, однако, она ошибочно отнесла к *C. circinatum* — виду, описанному из Средиземного моря и отличающемуся от обсуждаемой группы видов анатомическими особенностями (Maggs, Hommersand, 1993). В то же время образцы со сплошной корой по всему слоевищу она рассматривала как принадлежащие к отдельному виду — *C. rubrum*, считая, что последний принципиально отличается от *C. circinatum* строением коры и что оба вида хорошо различаются в природе, хотя и отметила редкую встречаемость *C. rubrum*.

Ревизия, проведенная автором статьи, приводит к заключению, что в районе исследования распространен единственный вид из группы видов со сплошной корой, который приводится здесь под названием *C. virgatum*. Он включает в себя виды, известные в региональной флоре как *C. rubrum*, включая *C. rubrum* f. *decurrens*, *C. secundatum*, *C. circinatum*. Этот вид характеризуется разной степенью развития корового слоя. Последний может быть сплошным по всему слоевищу от апикальных частей веточек до основания, на большей части слоевища или только в самой нижней части основных ветвей, и тогда на остальной части слоевища кора развивается в виде поясков с неровными или сильно прорастающими краями. Характер прорастания коровых поясков и все остальные признаки, на основании которых были описаны многочисленные виды с неполно развитой корой, не имеют таксономического веса, что полностью соответствует результатам сравнительного анализа, проведенного ранее (Шошина, 1981).

Имеющийся материал позволяет объяснить разную степень развития коры фенотипической изменчивостью в зависимости от условий, в которых происходит рост. Довольно распространенным примером тому могут служить растения, у которых все ветви слоевища покрыты сплошной корой, тогда как возникающие вторично, при других условиях роста, пролиферации имеют четко отграниченные коровые пояски и длинные междоузлия. В литературе уже приводились данные, свидетельствующие о том, что характер кортикации зависит от условий температуры и света и что все обсуждаемые виды конспецифичны *C. rubrum* (Garbary et al., 1978). Важно подчеркнуть, что если у берегов Англии, т. е. в более южных районах бореальной зоны, преобладают растения со сплошной корой (Maggs, Hommersand, 1993), то в северных, высокобореальных, условиях более обычным для вида становится частичное развитие сплошной коры, что можно увязать с длинным световым днем, характерным для северных районов. Поэтому так называемый *C. rubrum* в своей типичной форме встречается в районе исследования сравнительно редко. Это же явление в какой-то мере объясняет, почему именно в северных районах Атлантики была описана целая группа видов, у которых сплошная кора развивается не по всему слоевищу.

Вместе с тем, как показали исследования последних лет, вид, привычно известный как *C. rubrum* (Huds.) Ag., представляет собой комплекс видов. На основе молекулярного анализа в британских водах в группе «*rubrum*» было выделено 4 вида (Maggs, Hommersand, 1993; Maggs et al., 2002). Виду, наиболее соответствующему *C. rubrum*, было дано новое название — *C. nodulosum* (Lightf.) Ducluzeau (Maggs, Hommersand, 1993), поскольку *Conferva rubra* Hudson (1762) является незаконным синонимом *Plocamium cartilagineum* (L.) Dixon (Dixon, 1983). Однако название *Ceramium nodulosum* Ducluzeau также было применено с нарушением правил ботанической номенклатуры и не может быть использовано для данного вида (Silva et al., 1996). Предложение о консервации названия *Ceramium rubrum* с выделением неотипа (Silva et al., 1996) не было реализовано. Поэтому ему было дано название *Ceramium virgatum* Roth (Maggs et al., 2002) на том основании, что *C. virgatum* отмечался в качестве синонима *C. rubrum* (Agardh, 1811) и конспецифичен *C. nodulosum*. Из-за отсутствия образцов вида в гербарии A. Roth он был лектотипифицирован P. Dixon (1960) иллюстрацией образца с североморского побережья Германии (Eckwarden), приведенной Roth (1797: tab. 8, fig. 1). В работе Maggs с соавт. (2002) в качестве эпитипа предложен образец с Гельголанда, сходный с образцом, изображенным A. Roth.

Вид, зарегистрированный в российских водах Баренцева и в Белом морях, более всего соответствует *C. nodulosum* по описанию, данному в работе Maggs, Hommersand (1993), и *C. virgatum* — по описанию, данному в работе Maggs с соавт. (2002). Он сходен с лектотипом и эпитипом *C. virgatum*, характеризуется сравнительно мягким слоевищем, неразвитой стелющейся частью, ветвлением с интервалом преимущественно 11—20 сегментов, наличием 6—7 перицентральных клеток. Полиморфизм вида проявляется в основном во внешнем облике и характере корового слоя. В зависимости от возраста слоевища, условий роста, состояния зрелости меняются толщина ветвей и количество адвентивных веточек, что заметно сказывается на морфологии растений.

На основе имеющихся в литературе указаний *C. rubrum* в различных морях Мирового океана, учитывая, что последний представляет собой группу видов, судить о действительном ареале обсуждаемого вида трудно. Тем не менее очевидно, что он является характерным представителем бореальной атлантической флоры. Подобно предыдущему виду во флоре приатлантического сектора Северного Ледовитого океана он составляет североатлантический элемент, при этом распространение его лишь незначительно выходит за пределы северной границы Скандинавской провинции Атлантической бореальной подобласти (Кусакин, 1979).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Кора в виде поясков по всему слоевищу. Пояски из 2—8 поперечных рядов клеток 8—15 мкм в диам., с ровными непрорастающими краями. Тетраспорангии выступающие, полностью или частично голые . . . . *C. deslongchampii*
2. Кора сплошная или в виде поясков на части слоевища, реже по всему слоевищу. Пояски с неровными прорастающими краями. Тетраспорангии погруженные в кору, не выступающие . . . . *C. virgatum*

Ceramium deslongchampii Chauvin ex Duby — Церамиум Делоншампа.

Duby, 1830 : 967; Harvey, 1849 : tab. 219; Kjellman, 1883 : 169; Rosenvinge, 1923—1924 : 380, fig. 320, 321; Зинова, 1955 : 164, рис. 139; Taylor, 1957 : 312, tab. 48, fig. 1; tab. 49, fig. 1—2; Kornmann, Sahling, 1977 : 234, tab. 133; South, Tittley, 1986 : 50; Maggs, Hommersand, 1993 : 52, fig. 16; — *Ceramium acanthonotum* auct. non Carm.: Е. Зинова, 1912 : 235. — *C. strictum* auct. non Harv.: Калугина, 1959 : 185.

Описан с побережья Франции (Calvados).

Слоевище 2—8 см дл., в виде спутанных пучков и прядей, разветвленное неправильно псевдодихотомически с интервалом (6) 10—25 осевых клеток. Основные ветви до 200—300 мкм шир., конечные веточки отходят под углом около 60°, 50—70 мкм шир., с прямыми или слегка загнутым верхушками. Адвентивные веточки редкие или многочисленные субмикроскопические или более развитые, часто ориентированные перпендикулярно к оси. Кора в виде поясков на сочленениях осевых клеток (в узлах) по всему слоевищу. Перицентральных клеток в узлах 5. Пояски из 2—8 поперечных рядов округло-угловатых клеток 8—15 мкм в диам., с четко ограниченными не прорастающими краями, в стерильном состоянии не раздутые, с прямыми боковыми стенками; высота их меньше или равна ширине. Осевые клетки (междоузлия) шаровидно-овальные или ромбовидные в веточках и цилиндрические или дыневидные в основных ветвях, обычно слабо пигментированные. Длина члеников приблизительно равна ширине, в нижней части ветвей до 3—4 раз больше ширины.

Тетраспорангии шаровидные с толстой оболочкой, 58—75 мкм в диам., голые, выступающие или частично погруженные, развиваются кольцом вокруг пояска, поодиночке или сгруппированы беспорядочно. При развитии тетраспорангиев пояски приобретают бочонковидные очертания. Гонимобласты из 1—3 шаровидных гонимолобов, зрелые окружены 1—4 прямыми веточками обвертки (табл. I, *6*; II, *1—4*).

Растет в среднем и нижнем горизонтах литорали на открытых прибойных местах; литофит и эпифит. Встречается редко. Летом с тетраспорангиями.

Северный Ледовитый океан. Баренцево море: Северная Норвегия, Финмаркен, Мурман, Индигская губа. Белое море: Онежский залив.

Атлантический океан: Исландия. Европа от Норвегии до Северной Испании. Черное море.

От Лабрадора до Лонг-Айленда.

Бореальный атлантический вид.

Ceramium virgatum Roth — церамиум прутьевидный.

Roth, 1797 : 148, tab. 8, fig. 1; Maggs et al., 2002 : 411, fig. 1—5. — *C. arborescens* J. Agardh, 1894 : 31; Kylin, 1944 : 68, tab. 17, fig. 54; Виноградова, 1964 : 119. — *C. areschougii* Kylin, 1907 : 179, fig. 38; Виноградова, 1964 : 118; Jaasund, 1965 : 141. — *C. rubrum* (Huds.) Agardh, 1811 : 17 (nom. illeg.); Е. Зинова, 1912 : 234 (incl. *f. deccurens*, *f. squarrosa*); 1925 : 76; 1929а : 9; 1929б : 109; Kylin, 1944 : 69, tab. 20, fig. 60; Зинова, 1955 : 167, рис. 142; Taylor, 1957 : 315, tab. 47, fig. 1; tab. 52, fig. 5—7; Kornmann, Sahling, 1977 : 230, tab. 132; Шошина, 1981 : 48. — *C. circinatum* auct. non J. Agardh : Зинова, 1955 : 166; Шошина, 1981 : 47, рис. 1, 2. — *C. deslongchampii* auct. non Chauv.: Е. Зинова, 1927 : 31. — *C. diaphanum* auct. non Roth: Виноградова, 1964 : 118. — *C. nodulosum* auct. non Ducluzeau: Maggs, Hommersand, 1993 : 64, fig. 21. — *C. secundatum* auct. non Lyngb.: Виноградова, 1964 : 119.

Описан из Северного моря (Oldenburg, Germany).

Слоевище до 20 см дл., мягкое или слегка хрящеватое, нередко полегающее, в виде кустиков неопределенных очертаний; прикрепляется многоклеточными ризоидами; основные побеги прямостоячие или стелющиеся в основании. Ветвление правильно или неправильно дихотомическое, ветви расположены преимущественно с интервалом в 11—20 члеников. Адвентивные веточки простые или разветвленные, от единичных до многочисленных, особенно на фертильных слоевищах, иногда отсутствуют. Толщина основных ветвей варьирует от 200 до 850 (1000) мкм. Конечные веточки 50—100 мкм толщ., вильчатые, прямые, слегка или заметно загнутые внутрь, с ровным или слегка зубчатым внешним краем, волоски имеются или отсутствуют. Кора сплошная по всему слоевищу, маскирующая членистое строение слоевища, или в виде поясков. В узлах 6—7 (8) перицентральных клеток. Коровые пояски, прорастающие по верхнему краю, по нижнему краю или по обоим краям, постепенно смыкающиеся в сплошной коровой слой; в апикальных частях веточек сильно сближенные, с плохо различимыми междоузлиями. Членики в разных частях слоевища цилиндрические или с перетяжками, отношение длины к ширине 0.7—3 : 1.

Тетраспорангии 65—80 мкм в диам., первоначально образуются из перицентральных клеток и расположены кольцом в узлах, позднее — из коровых клеток и расположены нечеткими поясками или разбросаны по коровому пояску; полностью погруженные в кору или частично открытые, не сильно выступающие над поверхностью пояска. Гонимобласты 280—600 мкм в диам., шаровидные, голые или окруженные 1—4 обверточными веточками. Карпоспоры угловатые, 33—47 мкм в диам. (табл. I, *1—5*; II, *5—10*).

Растет на камнях, часто на водорослях, на литорали и в сублиторали до глубин 8—10 м, как в защищенных, так и в открытых прибою местах, преимущественно в нижнем горизонте и ваннах литорали и в сублиторальной кайме в полузащищенных условиях. Обычный вид, образующий местами заметные скопления. Летом с тетраспорангиями и карпоспорангиями. Мужские гаметофиты встречаются редко.

Северный Ледовитый океан. Баренцево море: Северная Норвегия, Мурман, Святой Нос, п-ов Канин, Чешская губа, острова Колгуев, Вайгач, Югорский Шар, Новая Земля. Белое море: Терский берег, заливы Кандалакшский, Онежский, Двинский, Соловецкие острова, Летний берег. Шпицберген. Западная Гренландия.

Атлантический океан. Бореальные воды.

Бореальный атлантический вид.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и программы «Биологическое разнообразие». Иллюстрации к статье подготовлены О. Ю. Яковлевой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова К. Л. Новые для Мурмана виды водорослей. II // Новости систематики низших растений. Л., 1964. С. 114—119.

Виноградова К. Л. Красные водоросли (*Rhodophyta*) Чукотского моря // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 4. С. 30—39.

Зинова А. Д. Определитель красных водорослей северных морей СССР. Л., 1955. 219 с.

Зинова Е. С. Водоросли Мурмана. Ч. I. Введение. Зеленые и красные водоросли // Тр. СПб. об-ва естествоисп. 1912. Т. 43. № 3. С. 171—343.

Зинова Е. С. Водоросли Карского моря // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп. 1925. Т. 4. № 3. С. 53—116.

Зинова Е. С. Новые для Мурмана водоросли // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп. 1927. Т. 56. № 1. С. 17—42.

Зинова Е. С. Водоросли Белого моря. Красные водоросли или Багрянки, *Rhodophyceae* // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп. 1929а. Т. 59. № 3. С. 3—40.

Зинова Е. С. Водоросли Новой Земли // Исследование морей СССР. 1929б. Вып. 10. С. 41—128.

Калугина А. А. Новые водоросли для Белого моря. II // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. II. Споровые растения. 1959. Вып. 12. С. 176—187.

Кусакин О. Г. Морские и солоноватоводные равноногие ракообразные. Л., 1979. 470 с.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб., 1994. 331 с.

Шошина Е. В. К систематике беломорских видов рода *Ceramium* Roth (*Rhodophyta*) // Новости систематики низших растений. Л., 1981. Т. 18. С. 39—49.

Agardh C. A. Dispositio algarum Sueciae ... Lundae, 1810—1812 [1811]. P. 17—26.

Agardh J. G. Analecta algologica. Continuatio II // Lunds Univ. Årsscrift. 1894. Bd 30. N 7. P. 1—99.

Dixon P. S. Studies on marine algae of the British Isles: the genus *Ceramium* // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1960. Vol. 39. P. 331—374.

Dixon P. S. The algae of Lightfoot's Flora Scotica // Bull. British Mus. Nat. Hist. (Botany). 1983. Vol. 11. N. 1. P. 1—15.

Duby J. E. Aug. Pyrami de Candole Botanicon gallicum seu Synopsis plantarum in Flora gallicadescriptarum. Ed. 2. Ex herbariis et schedis Candollianis propriisque digestum. Pars secunda plantas cellulares continens. Paris, 1830. P. 545—1068.

Garbary D. J., Grund D., McLachlan J. The taxonomic status of *Ceramium rubrum* (Huds.) C. Ag. (*Ceramiales*, *Rhodophyceae*) based on culture experiments // Phycologia. 1978. Vol. 17. N 1. P. 85—94.

Harvey W. H. Phycologia britannica. London, 1846—1851 [1846. Vol. 1. Pls. 1—120. 1849. Vol. 2. Pls. 121—240. 1851. Vol. 3. Pls. 241—360].

Hudson W. Flora anglica... London, 1762. 506 p.

Jaasund E. Aspects of the marine algal vegetation of North Norway // Bot. Gothoburgensia. 1965. Vol. 4. P. 1—174.

Kjellman F. R. The algae of the Arctic Sea. Stockholm, 1883. 431 p.

Kornmann P., Sahling P.-H. Meeresalgen von Helgoland. Hamburg, 1977. 289 S.

Kylin H. Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste. Uppsala, 1907. 287 S.

Kylin H. Die Rhodophyceen der schwedischen Westküste // Lunds Univ. Årsskrift., N. F. Avd. 2. 1944. Bd 40. N 2. S. 1—104.

Maggs C. A., Hommersand M. H. Seaweeds of the British Isles. Vol. 1. *Rhodophyta.* Part 3A *Ceramiales.* London, 1993. 444 p.

Maggs C. A., Ward B. A., McIvor L. M., Evans C. M., Rueness J., Stanhope M. J. Molecular analyses elucidate the taxonomy of fully corticated, nonspiny species of *Ceramium* (*Ceramiaceae*, *Rhodophyta*) in the British Isles // Phycologia. 2002. Vol. 41. N 4. P. 409—420.

Rosenvinge L. K. The marine algae of Denmark. Contributions to their natural history. Part III. *Rhodophyceae* III (*Ceramiales*) // Kgl. Danske Vid. Selsk. Scrift. 7. Raekke Nat. Mat. 1923—1924. Afd. 7, N 3. P. 285—487.

Roth A. W. Catalecta botanica ... Fasc I. Lipsiae, 1797. 244 p.

Silva P., Basson P. W., Moe R. L. Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean. Berkeley, 1996. 1259 p.

South G. R., Tittley I. A checklist and distributional index of the benthic marine algae of the North Atlantic Ocean. St Andrew and London, 1986. 76 p.

Taylor W. R. Marine algae of the northeastern coast of North America. Ann Arbor, 1957. 509 p.

SUMMARY

The taxonomic revision of the *Ceramium* species in the northern seas of Russia based on examination of abundant collections from many localities is carried out. The genus is represented in the regional flora only by 2 boreal species: *Ceramium deslongchampii* Chauvin ex Duby and *C. virgatum* Roth. Previous records include 9 species names. Of these, records of *C. rubrum*, incl. f. *decurrens*, *C. secundatum*, *C. circinatum*, *C. arborescens*, *C. areschougii* are transferred to *C. virgatum*. The records of *C. diaphanum*, *C. strictum*, *C. tenuissimum* are in error and transferred to *C. deslongchampii* or to *C. virgatum*. These species are common in boreal regions on both sides of the Atlantic; its distribution in Eurasian sector of the Arctic ocean is limited to high boreal waters — Barentz and White seas, in arctic seas they are absent. So they constitute north atlantic element of the Arctic ocean flora.

УДК 582.394 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 6

© Н. Н. Цвелёв

РОД ОРЛЯК (*PTERIDIUM*, *HYPOLEPIDACEAE*) В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ И СЕВЕРНОЙ АЗИИ

N. N. TZVELEV. THE GENUS *PTERIDIUM* (*HYPOLEPIDACEAE*) IN THE EASTERN EUROPE AND THE NORTHERN ASIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 25.11.2004
Окончательный вариант получен 18.01.2005

В Восточной Европе и Северной (внетропической) Азии встречаются 2 вида рода *Pteridium* Gled. ex Scop.: *P. aquilinum* (L.) Kuhn (= *P. tauricum* Krecz. ex Grossh.) — в Закарпатской и Львовской областях Украины, в окрестностях Одессы и в горных районах Крыма и Кавказа, и *P. latiusculum* (Desv.) Hieron. ex Fries (= *P. aquilinum* auct.) — в умеренно-теплых районах Восточной Европы, Сибири и Дальнего Востока, а также на северных склонах гор Большого Кавказа. Оба таксона легко отличаются друг от друга формой и степенью рассеченности вай, а также их опушением и вполне заслуживают ранга самостоятельных видов, хотя несовременные гибриды между ними (*P.* × *pinetorum* Page et Mill), по-видимому, все же встречаются (они отмечены в Шотландии, Белоруссии и Финляндии).

Ключевые слова: *Pteridium*, Восточная Европа, Северная Азия.

Орляк обыкновенный — *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn s. l., принадлежит к числу наиболее известных и широко распространенных папоротников. Он не только играет существенную роль в сложении некоторых фитоценозов, но и все шире используется в качестве овощного растения. Во многих работах род *Pteridium* принимается за монотипный с одним почти космополитным видом *P. aquilinum* s. l. Такую точку зрения принял и монограф рода — R. M. Tryon (1941), который, однако, разделил единственный вид на 2 подвида: преимущественно внетропический subsp. *typicum* (его следует называть subsp. *aquilinum*) с 8 разновидностями и преимущественно тропический subsp. *caudatum* (L.) Bonap. с 4 разновидностями. Последний подвид был описан в ранге вида еще К. Линнеем как *Pteris caudata* L. и в последнее время обычно принимается также за вид *Pteridium caudatum* (L.) Maxon. Мы собирали его на Кубе в сосновых (из *Pinus maestrensis*) лесах хр. Сиерра-Маестра, и самостоятельность этого вида не вызывала никаких сомнений.

Выделяемые Tryon (1941) разновидности subsp. *aquilinum* имеют большие и часто обособленные друг от друга ареалы и также вполне заслуживают видового или подвидового ранга. Из них для Европы и умеренно теплых районов Азии приводятся 2 разновидности: var. *aquilinum* (у Tryon — var. *typicum*) и var. *latiusculum* (Desv.) Underw. et Heller, которая позднее была переведена английским птеридологом C. N. Page (1989), впервые обнаружившим ее в сосновых лесах Шотландии, в ранг подвида subsp. *latiusculum* (Desv.) Page. Затем шотландские популяции этого описанного из Северной Америки подвида были выделены как самостоятельный вид — *P. pinetorum* Page et Mill (1994 : 139), предположительно происходящий от гибридизации американского *P. latiusculum* (Desv.) Hieron. ex Fries с обычным в Великобритании видом *P. aquilinum* s. str. Кроме того, в пределах *P. aquilinum* s. str. были описаны из Великобритании еще 2 подвида: subsp. *atlanticum* Page (1989 : 431) и subsp. *fulvum* Page (Page, Mill, 1994 : 140), а в пределах *P. pinetorum* — subsp. *osmundaceum* из Швейцарии. Не имея достоверного материала по трем последним подвидам, мы не беремся судить об их ареалах и ранге, в отношении которого уже высказывались сомнения некоторыми авторами.

Во втором издании сводки «Flora Europaea» автор обработки (Page, 1993) приводит для *P. aquilinum* 3 подвида: subsp. *aquilinum* — в Атлантической, Центральной и Южной Европе, subsp. *latiusculum* — в Северной, Восточной и отчасти Центральной Европе и subsp. *atlanticum* как эндемик Шотландии. Кроме того, им приведен вне ключа еще сомнительный для него подвид subsp. *brevipes* (Tausch) Wulf, который указывается им для Крыма и Крита, хотя он описан из Чехии. Разновидности Tryon были основательно (в том числе генетически) изучены J. A. Thomson (2000), который пришел к выводу, что принятые Tryon разновидности var. *aquilinum*, var. *africanum* Bonap., var. *arachnoideum* (Kaulf.) Herter, var. *decompositum* (Gaud.) Tryon, var. *esculentum* (Forst.) Kuhn и var. *latiusculum*, как и упомянутый выше *P. caudatum*, вполне заслуживают ранга самостоятельных видов, но сам новых комбинаций не сделал.

Во «Флоре СССР» А. В. Фомин (1934) привел только 1 вид орляка — *P. aquilinum* s. l. Лишь Е. В. Вульф (1927) во «Флоре Крыма» отнес его крымские популяции к особому подвиду subsp . *brevipes* (Tausch) Wulf, базионим которого *Pteris brevipes* Tausch описан из Чехии («herb. Fl. Boh. univ.») и действительно, как мы могли убедиться, вполне соответствует крымским популяциям орляка. Одновременно с последним таксоном появился другой видовой эпитет — *Allosorus tauricus* C. Presl, установленный по материалу из Крыма («*Pteris aquilina taurica herbar.*»), но, к сожалению, как «nomen nudum». Позднее А. А. Гроссгейм (1939) привел этот вид для Кавказа, упомянув в его синонимике описанную из Закавказья («pr. Drych in tractu Zuvant a cl. Hohenacker lecta») форму *Pteris aquilina* f. *transcaucasica* Rupr., чем сделал название *P. tauricum* Krecz. ex Grossh. действительно опубликованным (Бобров, 1974 : 95). После этого для СССР, а затем для России и Украины, а также для Закавказья стали приводиться 2 вида орляка: широкораспространенный *P. aquilinum* и *P. tauricum* для Крыма и Кавказа (Красноборов, 1988; Цвелёв, 1991; Шмаков, 1999, 2001; Дідух и др., 2000; Кудряшова, 2003).

Лишь О. Н. Пересторонина (1999, 2001), работая над кандидатской диссертацией по орляку, приняла в его пределах 3 географически обособленных подвида: subsp. *brevipes* в Крыму, subsp. *transcaucasicum* (Rupr.) Perestoronina comb. invalid. — на Кавказе и subsp. *aquilinum* — на остальной территории. Хотя она была знакома с новейшей западноевропейской литературой по орляку, ее выводы во многом оказались ошибочными. Так, она пишет (Пересторонина, 1999 : 16), что разработанная Page система не может быть принята, «поскольку в ней широко использованы для диагностики видов модификационные признаки и допускается отсутствие биологической и географической изоляции видов и подвидов». При этом она не заметила, что *P. aquilinum* s. str. в ее понимании и понимании Page совершенно различны. Кроме того, метод анализа выборок из локальных популяций, который она использовала, не мог дать ничего ценного, и гораздо важнее было тщательно просмотреть весь имеющийся материал по орляку во многих Гербариях. Так, по немногим выборкам она смогла отделить, на наш взгляд, неотличимые на большом материале крымские популяции от кавказских, но не заметила присутствия на Кавказе двух хорошо различимых таксонов, а на Карпатах — крымско-кавказского таксона.

Проведенный нами просмотр материала по орляку в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) показал, что в Восточной Европе и Северной Азии действительно встречаются 2 хорошо обособленных друг от друга вида этого рода, однако названия их оказались другими, а их распространение нуждается в коррективах. Большое значение имел здесь выбор лектотипа линнеевского вида *Pteris aquilina*, который впервые осуществил монограф этого рода (Tryon, 1941).

К сожалению, линнеевские экземпляры *P. aquilinum* не сохранились. Мы считаем, что в случаях, когда вид широко представлен на родине Линнея в Швеции, надо выбирать в качестве неотипа один из шведских экземпляров, желательно эксиккат, представленных во многих Гербариях. Однако многие авторы предпочитают в таких случаях выбирать лектотип из приведенных Линнеем цитат первоисточников, хотя материал по ним Линней мог и не видеть. Так поступил и Tryon, выбрав лектотипом *P. aquilinum* цитату «*Filix femina* Fuchs, Hist. 596» с иллюстрацией, которой соответствовал вид, широко распространенный в Европе от Великобритании и Португалии до Чехии, Кавказа и Турции. Но можно было бы взять и другую цитату из «Species Plantarum» (Linnaeus 1753 : 1075); «Bauhin, s. Pinax, 1623 : 357», основывающуюся на образце из Гербария Burser, который принадлежит к другому северо- и восточноевропейскому, североазиатскому и североамериканскому виду *P. latiusculum*. Линнею последний вид, обычный в Швеции, был, конечно, лучше известен, чем более южный по ареалу *P. aquilinum* s. str., но на удобную для нас замену лектотипа вряд ли согласятся западноевропейские авторы, и приходится принимать выбор лектотипа монографом рода (Steffseld et al., 1989).

Таким образом, оказалось, что в Восточной Европе и Северной Азии встречаются 2 вида орляка: более широко распространенный здесь *P. latiusculum* и распространенный в Закарпатье, окрестностях Одессы, в Крыму и на Кавказе *P. aquilinum* (= *P. tauricum*). Основные различия между ними в степени рассеченности пластинок вай: у *P. aquilinum* s. str. — очень сильно рассеченных и обычно более крупных, с перьями, расположенными как бы ярусами и снизу обычно сильно волосистыми, у *P. latiusculum* — менее рассеченных и обычно более мелких, с перьями, обычно расположенными в одной плоскости и снизу обычно волосистыми лишь по краям перышек и их средней жилке. Последний признак в степени волосистости нижней стороны перышек не всегда выдержан. У *P. aquilinum* молодые и сильно затененные вайи часто бывают слабоволосистыми, а у *P. latiusculum* встречаются клоны с более волосистыми снизу перышками, возможно в прошлом имевшие гибридное происхождение. Однако в целом различия между этими видами хорошо выдержаны, и они легко узнаются с первого взгляда. На Кавказе, где *P. aquilinum* распространен очень широко, а *P. latiusculum* приурочен только к северным склонам Большого Кавказа (особенно в Дагестане) и высотно отделен от более низкогорного *P. aquilinum*, между этими видами нет каких-либо «переходов».

Мы не смогли обнаружить сколько-нибудь четких различий между среднеевропейскими, крымскими и кавказскими популяциями и клонами *P. aquilinum*, а также между евразиатскими и североамериканскими популяциями *P. latiusculum* (этот вид описан из Северной Америки, где он уже давно принимался за самостоятельный), хотя не исключено, что со временем они все же будут обнаружены. По хромосомному числу ($2n = 104$) эти два вида не различаются. По-видимому, нет между ними и стойких экологических различий, кроме климатических. Оба они могут расти как на кислых почвах, так и на известняках, хотя Page (1993 : 17) считает их «кальцефобами» в отличие от очень близкого *P. aquilinum* subsp. *atlanticum*. Но происхождение этих видов совершенно различно: *P. aquilinum* сформировался в горах Европы, Африки и Юго-Западной Азии, а *P. latiusculum* — в Восточной Азии и Северной Америке, откуда он значительно позднее (в конце плиоцена или даже в плейстоцене) распространился в Восточную и Северную Европу, а также на Северный Кавказ через Южный Урал и Приволжскую возвышенность. По возрасту *P. aquilinum*, по-видимому, следует считать более древним.

В заключение приводим довольно сложную номенклатуру этих двух видов орляка, их краткую характеристику и ареалы.

1. *P. aquilinum* (L.) Kuhn, 1879, in Kersten, Reise Ost. Afr. Bot. 3, 3 : 11; Фомин, 1934, во Фл. СССР, 1 : 83, p. min. p.; Page, 1993, in Fl. Europ., ed. 2, 1 : 16, quoad subsp. *aquilinum*. — *Pteris aquilina* L. 1753, Sp. Pl. : 1075, s. str. — *P. brevipes* Tausch, 1836, Flora (Regensb.) 19, 2 : 427. — *Allosorus tauricus* C. Presl, 1836, Tent. Pteridogr. : 154, nom. nud. — *P. aquilina* f. *transcaucasica* Rupr. 1845, Матер. к ближ. позн. прозяб. Росс. имп. 3 : 46. — *Pteridium aquilinum* subsp. *brevipes* (Tausch) Wulf, 1927, Фл. Крыма, 1, 1 : 20; Page, 1993, l. c.: 17; Пересторонина, 2001, в Тр. междунар. конф. по фитоценолог. и сист. высш. раст.: 135. — *P. tauricum* Krecz. ex Grossh. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 35; А. Бобр. 1974, во Фл. европ. части СССР, 1 : 95; Шмаков, 1999, Опред. папоротн. Росс. : 34; Дідух и др. 2000, в Екофл. Укр. 1 : 202; Кудряшова, 2003, в Консп. фл. Кавк. 1 : 153. — *Pteridium aquilinum* subsp. *transcaucasicum* (Rupr.) Perestoronina, 2001, в Тр. междунар. конф. по фитоценол. и сист. раст.: 135, comb. invalid. (sine basion.). — Орляк обыкновенный.

Вайи 50—150 см выс., обычно слабо согнутые у основания яйцевидно-треугольной или продолговато-треугольной пластинки, с перьями, расположенными не в одной плоскости (как бы ярусами) и почти до верхушки сильно рассеченными (их конечный цельный сегмент обычно менее 0.7 см дл.); число пар перьев и пар перышек на нижних и средних перьях у вполне развитых особей обычно 15—20; перышки обычно мелкие, снизу густо, но коротко волосистые (но у молодых и сильно затененных вай могут быть слабо волосистыми).

Распространен в Атлантической, Центральной и Южной Европе, а также в горных районах Африки (включая горы Кении) и Юго-Западной Азии. В России обычен на Северном Кавказе, в Украине встречается в Карпатах (Закарпатская и Львовская обл.), в окрестностях Одессы и в Крыму, хотя украинские авторы указывали его только для Крыма (Дідух и др., 2000). Указывается он также для запада Белоруссии (Тихомиров, 2004) и юго-запада Финляндии (Harmaja, 1990, 2004), однако, судя по описанию и фотографиям в этих работах, эти указания относятся к предполагаемому древнему гибриду *P. aquilinum* × *P. latiusculum*, который имеет значительно менее рассеченные вайи по сравнению с типичным *P. aquilinum*. Он, несомненно, более близок к *P. latiusculum*, но имеет более крупные и более узкие, более прямостоячие пластинки вай. Кроме того, этот гибрид, обычно обитающий в более светлых сосновых лесах и на песчаных лесных полянах в них, имеет более поздно (примерно на 2 недели) развивающиеся, значительно более мясистые проростки, сероватые от очень обильного опушения (у типичного *P. latiusculum* они более тонкие, светло-зеленые). Нами похожие на этот гибрид клоны отмечались на Карельском перешейке в окрестностях Сестрорецка и ст. Кузьмолово. Если они действительно имеют гибридное происхождение, а не являются экологической формой *P. latiusculum*, что менее вероятно, то к ним можно относить название *P.* × *pinetorum* Page et Mill (1994 : 140; описан из Шотландии; = *P.* × *intermedium* Harmaja, 2004 : 4, nom. provis.). Отметим еще, что в работе Тихомирова (2004) название «*P. aquilinum*», по-видимому, следует относить к *P.* × *pinetorum*, а название «*P. pinetorum*» — к *P. latiusculum*. Лектотипом *P. aquilinum* является иллюстрация «*Filix femina* Fuchs, Hist. 596», на которой изображен образец, вероятно, из Центральной Европы.

2. *P. latiusculum* (Desv.) Hieron. ex Fries, 1914, in Wiss. Ergebn. Schwed. Rhodes.-Kongo Exp. 1, 1 : 7. — *Pteris latiuscula* Desv. 1827, Mem. Soc. Linn. Paris, 6, 2 : 303. — *P. aquilina* L. 1753, l. c.: 1075, p. p. — *Pteridium aquilinum* var. *latiusculum* (Desv.)

Underw. ex Heller, 1909, Cat. North Amer. Pl., ed. 3 : 17; Tryon, 1941, Rhodora, 43 : 41. — *P. aquilinum* subsp. *latiusculum* (Desv.) Page, 1989, Watsonia, 17, 4 : 429. — *P. aquilinum* auct. non (L.) Kuhn: Фомин, 1934, цит. соч.: 83, p. max. p.; А. Бобр. 1974, цит. соч.: 95; Красноборов, 1988, во Фл. Сиб., Lycopod.—Hydroch.: 73; Цвел. 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5 : 37; Шмаков, 1999, цит. соч.: 34; Дідух и др. 2000, цит. соч.: 200; Кудряшова, 2003, цит. соч.: 152. — Орляк широковатый.

Вайи 30—100 см выс., обычно сильно согнутые у основания треугольных или яйцевидно-треугольных пластинок, с перьями, обычно расположенными в одной плоскости и менее рассеченными (их конечный цельный сегмент обычно более 1 см дл.); число пар перьев вайи и пар перышек на нижних и средних перьях обычно 8—12; перышки обычно более крупные, снизу обычно лишь по краю и средней жилке слабо волосистые, редко (возможно, у гибридогенных особей) коротковолосистые.

Распространен в Северной и Восточной Европе, внетропической Азии и Северной Америке. В России обычен в лесной и лесостепной зонах ее европейской части, в Сибири (к югу от 60° с. ш.), на Дальнем Востоке (на севере до окрестностей Магадана и Камчатки включительно) и на Кавказе (на северных склонах Большого Кавказа). Встречается также в республиках Прибалтики, в Белоруссии, в лесных и лесостепных районах Украины. Возможно, гибридогенные образцы имеются из Крыма выше Учансу и близ Мангуп-Кале. Описан из Северной Америки («Newfoundland and St. Pierre»).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке по программе ведущих научных школ (НШ-2198.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров А. Е. Отдел *Polypodiophyta* // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 68—99.

Вульф Е. В. Флора Крыма. Ялта, 1927. Т. 1, вып. 1. 54 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2. Баку, 1939. Т. 1. 402 с.

Дідух Я. П., Протопопова В. В., Ермоленко В. М. Рід *Pteridium* // Екофлора України. Київ, 2000. Т. 1. С. 200—203.

Красноборов И. М. Сем. *Hypolepidaceae* // Флора Сибири, *Lycopodiaceae—Hydrocharitaceae.* Новосибирск, 1988. С. 73—74.

Кудряшова Г. Л. Fam. *Pteridaceae* // Конспект флоры Кавказа. СПб., 2003. Т. 1. С. 152—155.

Пересторонина О. Н. Экологическая морфология и таксономия *Pteridium* Gled. ex Scop. Европейской России и сопредельных территорий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 16 с.

Пересторонина О. Н. Систематика рода *Pteridium* Gled. ex Scop. Европейской России и сопредельных стран // Тр. Междунар. конф. по фитоценологии и систематике высш. раст. М., 2001. С. 133—135.

Тихомиров Вал. Н. Изменчивость морфологических признаков *Pteridium aquilinum* и *Pteridium pinetorum* в Белоруси // Актуальные проблемы изучения фито- и микобиоты. Минск, 2004. С. 116—118.

Фомин А. В. Род *Pteridium* // Флора СССР. М.; Л., 1934. С. 83—84.

Цвелёв Н. Н. Отдел *Polypodiophyta* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 9—94.

Шмаков А. И. Определитель папоротников России. Барнаул, 1999. 109 с.

Шмаков А. И. Конспект папоротников России // Turczaninowia , 2001. Т. 4. Вып. 1—2. С. 36—72.

Harmaja H. Suomessa on kandienlaista sananjalkaa // Lutukka, 1990. Vol. 6. P. 15—16.

Harmaja H. Notes on *Pteridium.* Helsinki, 2004. 13 p.

Linnaeus C. Species plantarum. Holmiae, 1753. 1231 p.

Page C. N. Three subspecies of Bracken, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, in Britain // Watsonia, 1989. Vol. 17. Pt. 4. P. 429—434.

Page C. N. Gen. *Pteridium* // Flora Europaea. Cambridge, 1993. Vol. 1. Ed. 2. P. 16—17.

Page C. N., Mill R. R. Scottish Bracken (*Pteridium*): new taxa and a new combination // Bot. J. Scotl. 1994. Vol. 47, N 1. P. 139—140.

Sheffield E., Wolf P. G., Haufler C. H., Ranker T., Jermy A. C. A re-evalution of plants referred to *Pteridium heredíae* (Colmeiro) Löve et Kjellqvist // Bot. J. Linn. Soc. (London). 1989. Vol. 99, N 4. P. 377—386.

Thomson J. A. Morphological and genomic diversity in the genus *Pteridium* (*Dennstaedtiaceae*) // Ann. Bot. 2000. Vol. 85. Suppl. B. P. 77—99.

Tryon R. M. Revision of the Genus *Pteridium* // Rhodora. 1941. Vol. 43. P. 1—31, 37—66.

SUMMARY

There are two species of the genus *Pteridium* occurring in the Eastern Europe and the Northern Asia: *P. aquilinum* (L.) Kuhn (= *P. tauricum* Krecz. ex Grossh.) in the Ukrainian Carpathians, the vicinity of Odessa, the mountains of the Crimea and the Caucasus, and *P. latiusculum* (Desv.) Hieron. ex Fries in the Eastern Europe, Siberia, Russian Far East and the northern slope of the Caucasus. These taxa have prominent differences and surely deserve the specific rank, but their recognition at the rank of subspecies is also possible: *P. aquilinum* subsp. *aquilinum* and *P. aquilinum* subsp. *latiusculum* (Desv.) Page.

УДК 582.951.6

Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 6

© Р. В. Камелин

О НЕКОТОРЫХ МАЛОИЗВЕСТНЫХ ВИДАХ РОДА *PEDICULARIS* (*SCROPHULARIACEAE*) ИЗ РОССИИ, КАЗАХСТАНА, КИРГИЗИИ И КИТАЯ

R. V. KAMELIN. ON SOME LESS KNOWN SPECIES OF THE GENUS *PEDICULARIS* (*SCOPHULARIACEAE*) FROM RUSSIA, KAZAKHSTAN, KYRGHYZSTAN AND CHINA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 09.02.2005

Подробно изучена группа родственных видов рода *Pedicularis* (5 таксонов): исследованы все типовые материалы, для двух видов впервые установлены местонахождения, откуда они были описаны, заново пересмотрены важнейшие внешние морфологические признаки, дана картосхема ареалов, один вид восстановлен из синонимов, дана одна номенклатурная комбинация. Обсуждаются положение группы в системе рода и возможное происхождение как группы в целом, так и отдельных видов.

Ключевые слова: *Pedicularis*, подрод *Verticillatae*, малоизвестные виды флоры России, Казахстана, Киргизии, Китая, карта ареала.

В 1797—1810 гг. в Берлине вышли в свет тома так называемого четвертого (на деле пятого) издания «Species plantarum» К. Линнея. Это издание было столь кардинально переработано его редактором — крупнейшим немецким ботаником К. Вильденовым, — что считать его работой Линнея уже было нельзя. В первой части третьего тома этой работы, датируемой 1800 г., Вильденов от имени российского ботаника Ф. Штефана (F. Stephan) описал новый вид рода *Pedicularis* — *P. interrupta* Steph. из Сибири (Willdenow, 1800). В Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН давно были микрофиши гербария Вильденова, довольно низкого качества, но и по ним можно было убедиться, что тип Вильденова — это именно то растение, которое более двух веков этим именем называли и российские ботаники. Но я давно хотел иметь более качественную фотографию этого типа, и в декабре 2004 г. благодаря любезности В. В. Бялта получил искомое. Оказалось, что на обложке гербария дан рукою Вильденова краткий диагноз вида и указание на его родину, а в другом углу — инвентарный номер экземпляра (другим почерком). Собственно на листе, где смонтирован один образец *P. interrupta*, вверху есть название вида (мелким четким почерком, не похожим на почерк Вильденова), внизу же — в правом углу отметка Вильденова — Stephan W., и непосредственно под экземпляром этикетка, написанная Ф. Штефаном, — «*Pedicularis interrupta* mihi. Caules plures ex t. radice. fol. radicalia breuo pedunte. Caulina terna et quaterna» [Стебли многие из всего (одного?) корня. Прикорневые листья с коротким черешком. Стеблевые — по 3—4]. Вильденов сам указал в скобках, что это текст Штефана.

Диагноз нового вида в работе Вильденова довольно краток. Ниже дан его полный перевод по-русски.

«*Pedicularis interrupta*

— Р.[астение] с простым стеблем, листьями по 4, глубоко перисто-надрезанными, перышками ланцетными неравно зубчатыми, колос мутовчатый удлиненный, с чашечками опушенными пятизубчатыми, венчик с тупым шлемом. (В.).

— *P. interrupta* Steph. in litt. (в письме).

— Wirbelblutiges Lausekraut (W). — Вшивица с цветками в виде коловорота (немецкое название, предложенное Вильденовым).

— Обитает в Сибири. Многолетнее. Видел сухим.

Прекрасное растение, до двух футов (т. е. примерно 60 см! — **Р. К.**). Листья, расположенные по 3 или 4, мутовчатые, почти той же формы, что и у *P. flava*, глубоко перисто-надрезанные, с расставленными ланцетными перышками, неравно острозубчатыми. Колос от полуфута до фута с мутовчато (расставленными) цветками по три или четыре. Прицветники яйцевидные вогнутые, заостренные, цельные. Чашечка волосистая со скошенным зевом, неровно пятизубчатая. Венчик с тупым серповидным шлемом. Цвет венчика мне неизвестен. (В.)».

Из этого текста ясно, что у Вильденова не было иного материала, кроме данного образца, и он сам по нему составил краткий диагноз. Но, кроме сведений на этикетке, Штефан, видимо, сообщил Вильденову и некоторые другие признаки в письме (иначе откуда могли появиться указания на размеры растения и колоса!). Но к тому же сам Вильденов специально отметил, что и описание (расширенный диагноз) составлено им. Он ведь даже не использовал некоторые указания Штефана на этикетке, например на многостебельность, наличие прикорневых листьев. Возможно, что Вильденов знал, что и сам Штефан этого растения в живом виде не видел.

В Гербарии БИН РАН (LE) довольно давно был выделен типовой образец *P. interrupta* Steph. (фактически это изотип). Он смонтирован в специальной обложке, которыми снабжался гербарий Штефана (Herbarium Stephanianum), и собственноручно подписан Штефаном — *P. interrupta* mihi. На наружной стороне обложки, однако, имеется важная заметка, которая, видимо, не была сообщена Вильденову: «796. Sievers et (неразборчиво — Nisch?) ex Pallasianus». Благодаря этому мы достоверно знаем, что впервые этот вид собрал Й. Сиверс (с каким-то другим, пока неизвестным, коллектором), а в гербарий Штефана оно попало из гербария П.-С. Палласа (когда и из какой его части — неизвестно). Можем мы предполагать и то, что в гербарии Палласа (в Лондоне) есть тоже изотип этого вида, но и в гербарии БИН РАН есть еще несколько экземпляров *P. interrupta*, среди которых, можно предполагать, есть и дублеты типовых сборов. Один из них был обнаружен Н. П. Иконниковым-Галицким среди образцов, подписанных как *Pedicularis sceptrum-carolinum* L., а этикетка его, написанная разными лицами, такова «Alt.[ai]. Sievers. prope ръчки Джинчиско». Два других экземпляра ранее входили в гербарий Ф. Маршалла-Биберштейна (и один из них смонтирован на бумаге, идентичной бумаге этого гербария!). Но этикетированы они кратко: «Ex Herb. M.-Bieberstein». Еще один образец имеет этикетку «Altai» (ex Herb. Schultes) и появился, видимо, в конце 20-х годов XIX в. Есть также образец с этикеткой «ab amiciss. Prescott. Herb. Fisch [er]». Наконец, есть и старый образец из Гербария Академии Наук («Herb. Acad. Sci. Petropolit. Irtysch»), но ни коллектор, ни какой-либо источник материала не указан. Почти все эти образцы и по фазе развития растений, и по характеру сушки можно считать идентичными. Но на одном из них мы находим не очень определенное указание на возможный «locus classicus» этого вида («речка Джинчискё»). Как известно, Й. Сиверс на Алтае не собирал (ведь у него была определенная цель поездки — выяснение районов, откуда поступает лекарственное сырье ревеня, и работал он от Иртыша до Зайсана, в том числе в Тарбагатае, который тоже считал Алтаем). Между тем, несмотря на то что название Дженишке, Дженичке — весьма распространено в Казахстане, все же в районе, где мог работать Сиверс, оно устойчиво сохранилось с XVIII в. лишь для двух небольших речек. Одна из них — левый приток р. Джаилма, впадающей в Чар-Гурбан (и это мелкосопочники западнее Калбинского хребта). Вторая, более южная, это правый исток р. Аягуз, берущий начало с останцовых гор растянутого северного макросклона Тарбагатая — массивов Джельды-Кора и Окпекты (в просторечье нередко — просто Актау). Как раз между этими двумя речками немало собирали в 40-х годах XIX в. этот вид другие коллекторы. В мае 1840 г. с интервалом в 5—6 дней и буквально на одной дороге его собирали Г. С. Карелин и И. П. Кирилов (есть и запись от 12.05.1840 г. — между Джарташем и Аркатским пикетом — «*Pedicularis* florae albo») и А. И. Шренк (18.05—19.05 1840 г. — по дороге к Аркатскому пикету) и без точной даты — «Hugel in den Ajagus und Aktau bergens, V, 1840, N 43». Более того, Шренк в мае 1843 г. вновь собирает в том же районе, по той же дороге (в большом количестве) *P. interrupta* — «поблизости р. Дженишке и в долинах горы Дженишке или на предгорьях («обкладке») гор Дженишке» (есть 4 варианта этикеток сборов 27.05.1843 г., с разными номерами их). К сожалению, мы не знаем точного маршрута Сиверса в Тарбагатай и на Зайсан, но из его писем, опубликованных Палласом, известно, что 30.06—01.07.1793 г. Сиверс прошел солончаковой степью по р. Джингиске на Аягуз. Во времена Сиверса еще не было тракта с казачьими пикетами, которым пользовались и Карелин с Кириловым, и Шренк. Но то, что Шренк в 1843 г. в том же районе искал *P. interrupta* в долине Дженишке, позволяет предполагать, что Ф. Б. Фишер, направлявший поиски А. И. Шренка в Казахстане, мог знать больше, чем мы, о маршрутах Сиверса (и в том числе о какой-то Джинчискё, где тот собирал). Во всяком случае, наиболее вероятно, что Сиверс шел к Тарбагатаю более восточной дорогой с Иртыша, близкой к современной трассе Турксиба, чем более поздние коллекторы, и тогда «locus classicus» *P. interrupta* — низкогорья между Тарбагатаем и Калбинским хр., скорее всего — массивы Кандыгатая восточнее Аркатского мелкосопочника.

В настоящее время мы значительно более полно знаем ареал *P. interrupta* и даже некоторые изменения в ареале, связанные с освоением территорий, где он произрастал. На карто-схеме ареала, составленной нами (рис. 1), можно видеть немало интересных деталей распространения этого вида. Во-первых, основная часть ареала расположена между 50 и 47°30′ с. ш., 72 и примерно 83° в. д., в южных массивах Центрально-Казахстанского мелкосопочника и низкогорий западнее и севернее южного макросклона Тарбагатайской горной системы (в ее западной, в общем невысокой, части). Это Копальский, Кызылрайский и Чингизтавский округа Заволж-

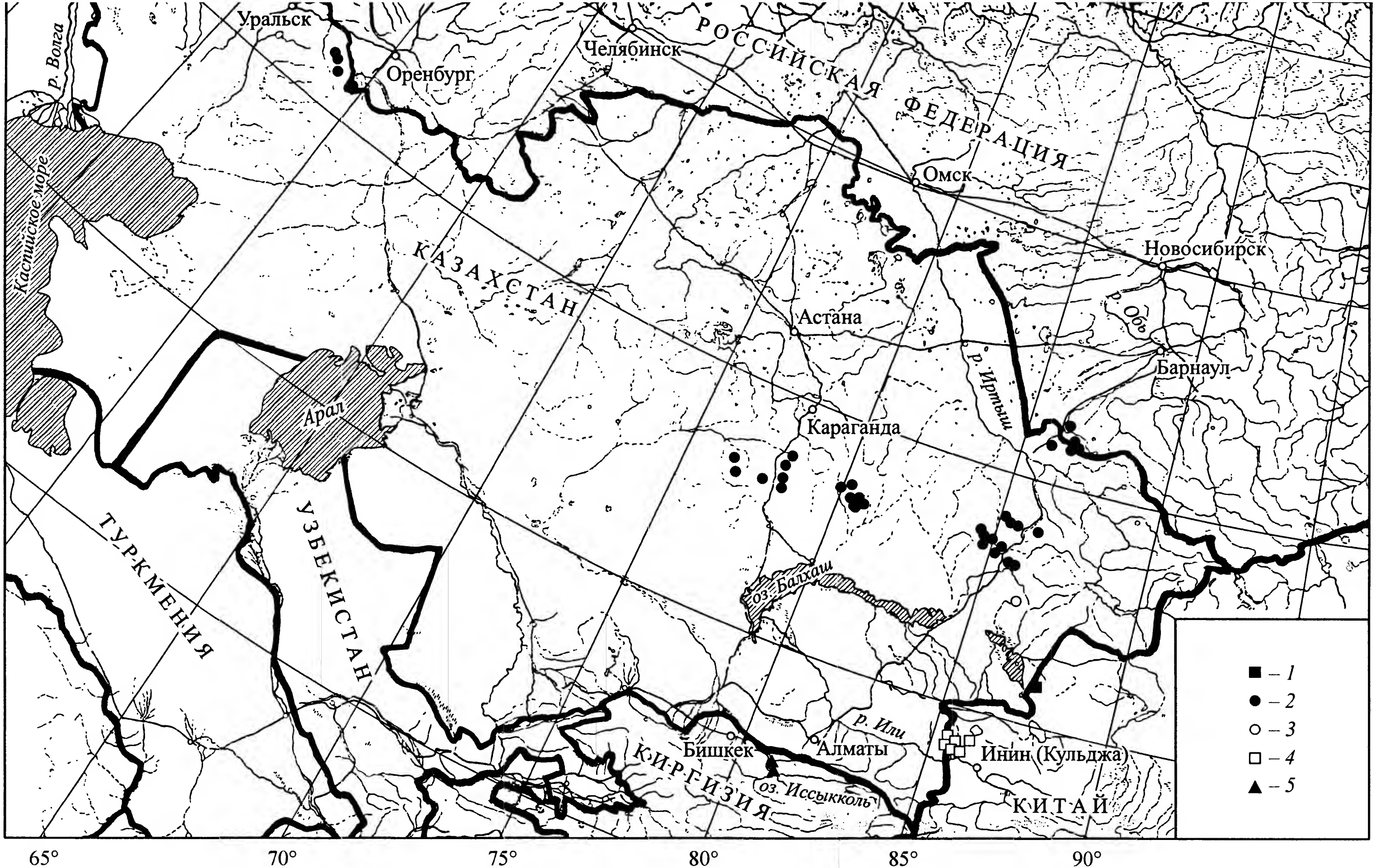


Рис. 1. Карта-схема ареалов видов рода *Pedicularis* группы *Interruptae*.

1 — *P. platyrhyncha*, *2* — *P. interrupta*, *3* — *P. tarbagataica* = *interrupta* subsp. *tarbagataica*, *4* — *P. chorgossica*, *5* — *P. gypsicola*.

ско-Казахстанской провинции (Карамышева, Рачковская, 1973). Но вид этот и здесь собирался далеко не повсеместно. Он достоверно есть в массиве Кызыл-Рая (откуда собирался многократно), а также в мелкосопочниках верховий Сары-су (Актау, Джаксы-Тагалы, Кызыл-джар и др.). Н. В. Павлов (1938) предполагал, что этот вид есть в Улутау и прилегающих массивах Карсакпая, но и до сих пор он не найден здесь, а также в других массивах южной части Казахского мелкосопочника (например, в Бектау-ата и т. д.). После значительного перерыва *P. interrupta* собирался во многих пунктах низкогорий Чингиз-тау, непосредственно продолжающих к западу систему Тарбагатая, и в мелкосопочниках севернее западной части Тарбагатая (особенно в районах Арката, но в основном ранними коллекторами). В Калбинском хр. собственно он не собирался. Создается впечатление, что во всей этой части ареала *P. interrupta* выступает как вид, предпочитающий массивы с карбонатными породами.

Но, во-вторых, этот вид есть (а также был ранее) еще в двух районах севернее 50° с. ш. на границе Казахстана и России, причем очень далеко друг от друга расположенных. Прежде всего это район мелкосопочников западнее отрогов Русского Алтая между долинами Алея и Иртыша. Впервые он был собран в этом районе А. А. Бунге, видимо, в 1827 г. (но на этикетке 1828 г.) на сопках по р. Ремовке близ Золотушинского рудника (входящего в состав Локтевских рудников), т. е. на крайнем юге современного Алтайского края России. Есть несколько разных вариантов этикетки этих сборов Бунге как из гербариев самого Бунге («Fl. Altaica»), так и гербариев К. Ледебура, Ф. Б. Фишера, К. А. Мейера, но и Дж. Бентама (!) и Н. С. Турчанинова. Но, возможно, что уже в 1827—1828 гг. Бунге собирал это растение не один. Во всяком случае в 30-х годах XIX в. отсюда известны многие сборы известного коллектора И. Политова, и первый из них датирован 27.05.1830 г. Р. Ремовка уже в конце XIX в. чаще называлась Золотушкой, а на современных картах это Золотуха (по названию рудника). Близ нее теперь возник промышленный г. Горняк, но район старого Золотушинского прииска выше по течению речки (село Золотуха). От старого названия реки ныне сохранилось лишь название селения близ ее устья на р. Алей — Ремовское (поселок Ремовский). Сборы Политова, сохранившиеся в Гербарии БИН РАН, из трех местонахождений. В 1830 г. — это «в подоле сопки называемой Щеки против Ероховского зимовья» [между селениями Золотуха и Самарка]. В 1831 г. — это «в подоле гор против вершины речки Ремовки», т. е. выше селения Золотуха, на границе России и Казахстана. Они происходят из гербариев Императорского Ботанического Сада и личных — К. А. Мейера и Ф. А. Геблера. Еще одно местонахождение расшифровать сложно — «по лугам песчаной земле против Вострой сопки» (Политов, № 33. 25.05.1839), на котором есть приписка другим почерком — Loktj[ewsk]. Подобные сборы были в гербариях Ф. А. Геблера, Н. Зейдлица и доктора Кюлевайна (впоследствии вошедшего в гербарий И. Клинге). Возможно, что это местонахождение действительно относится к району Локтя, а не к долине Золотухи (и ее истоков). Есть еще и сборы Политова в 1835 г., но неизвестно откуда. Довольно близко на территории Казахстана известно было и еще одно местонахождение вида. Экземпляр В. В. Ревердатто из «Коростелевской степи», между оз. Комаровским и пос. Васильевским (ныне с. Васильевка), хранится в Гербарии им. П. П. Крылова в Томске. Еще несколько сборов имеют невнятные этикетки: «Prope Loktjewsk», «Altai» «Desert. Kirghisic» (Bunge, ex Herb. N. Turczaninov). Можно считать поэтому, что до 1913 г. в пределах России было не менее 4 разных местонахождений, да и вблизи в Казахстане вид встречался. Ныне подтверждается лишь одно местонахождение, в долине р. Золотухи, и вид включен в «Красную книгу Алтайского края» (Силантьева, 1998). Более позднее указание *P. interrupta* для района Змеиногорска на р. Ремовка ошибочно (все течение этой реки — это Локтевский р-н края). Но все же вероятно, что этот вид есть еще и в Локтевском, и, возможно, в Третьяковском р-не Алтайского края.

Наиболее интересно то, что *P. interrupta* достоверно есть и далеко на западе, на границах России и Казахстана, на меловых возвышенностях Подуральского плато. Впервые под неверным определением «*P. verticillata* L.» его привел для массива Ишкерган-тау В. В. Иванов (1975), указав в ключе для определения неверно окраску цветков (он видел лишь отцветшие экземпляры). И в дальнейшем его так и называли ботаники Западного Казахстана (Петренко, Дарбаева и др., 1998, Кольченко, 1998, в книге «Природно-ресурсный потенциал... Западно-Казахстанской области», 1998). Однако, после того как Т. Е. Дарбаева привезла мне в 1999 г. образцы, определенные ею как *P. verticillata*, а на следующий год и фотографию этого вида, я убедился, что это *P. interrupta*. В 2001 г. М. С. Князев посетил БИН РАН и сообщил мне, что этот вид собирался им в Оренбургской обл., на Троицком меловом массиве, а позднее он прислал мне и фотографию *P. interrupta* из этого местонахождения. Стало ясно, что *P. interrupta* встречается на всех меловых возвышенностях водораздела рек Илек и Утвы, вплоть до водораздела верховий Утвы и Киыла. Замечательный ареал *P. interrupta* с разрывом от Центрального мелкосопочника и приалтайских степей до Подуральского плато — все же не уникальная особенность вида, это повторяется, скажем, в ареале *Astragalus unilateralis* Kar. et Kir. и в ряде других групп.

Естественно, что я по возможности детально сравнил экземляры с Подуральского плато с восточноказахстанскими. Оказалось, что *P. interrupta* довольно изменчив по ряду признаков. Стебли обычно голые, блестящие, темно-красные, изредка могут быть в верхней части мелко пушистыми. Прикорневые листья быстро увядающие, но во время цветения могут присутствовать, хотя в большинстве случаев отсутствуют. Стеблевые листья по 3—4, изредка и 5—6 в мутовке. Прицветники то очень широкие, яйцевидные, то широко-ланцетные, едва прикрывающие чашечки. Чашечки то голые, то опушенные (и иногда сильно опушенные!). Трубка венчика то заметно согнута в зеве, то почти прямая. Иногда собираются растения с заметно более мелкими цветками, но все эти признаки ни географически, ни экологически строго охарактеризовать невозможно. В гербарии я смог лишь предварительно отметить наиболее резко выделяющиеся образцы. Очень мелкие образцы (с мелкими цветками до 18 (20?) мм дл.) были собраны в горах Чингиз-тау К. Косинским, но мелкими же являются и образцы Политова с сопки Щеки. Заметно, что наиболее сильно опушенные чашечки (и верхушки стеблей) чаще попадаются в мелкосопочниках верховий Сарысу, но такие же есть и в массиве Кызыл-рая.

Уточняя ареал *P. interrupta*, я не мог не переисследовать ряд близкородственных типов, тем более что в свое время я мог познакомиться и с типами ряда видов рода в гербариях Ташкента и Алма-Ата. В первую очередь необходимо было разобраться с одним из самых загадочных видов рода — *Pedicularis platyrhyncha* Schrenk, который отечественные монографы рода Л. И. Иванина и Т. Н. Попова (1998) отнесли к синонимам *P. interrupta*. Ниже я даю перевод его описания, а затем некоторые комментарии к нему.

Pedicularis platyrhyncha Schrenk, 1842 (18.10) Bull. Cl. Phys.-Math. Ac. Sci. Petersb., vol. 1, N 5 : 79, idem, 1842 (22.10) in Fisch. et Mey. Enumeratio altera plantarum novarum a el. Schrenk lectarum: 21.

«*P.* (*verticillata*), многостебельный, с простыми опушенными стеблями, листьями мутовчатыми перисто-раздельными, сегментами продолговато-эллиптическими, хрящевато удвоенно-пильчатыми, цветками в расставленных мутовках, прицветниками **перисто-рассеченными**, чашечками твердыми, шерстисто опушенными, с зубчиками 3-зубчатыми, шлемом изогнутым, **длиннее короткого носика, на верхушке широко-усеченного**, тычинками в числе 2, почти бородатыми.

Среднее между *P. interrupta* и *P. myriophylla* от первого отличается опушенным стеблем, прицветниками и чашечками густошерстистыми и особенно — шлемом с заметным носиком, от второго, к которому ближе по форме губы, — листьями, очень легко отличим в природе.

Облик *P. interrupta.* Стебли простые, опушенные. Листья как у *P. interrupta*, но дольки короче и **тупые**. Присоцветные листья в основании расширенные, но все же листовидные, верхние — на верхушке перисторассеченные. Чашечка густошерстистая, с короткими листовидными пильчатыми зубцами. Венчик белый, по величине, как у *interrupta*, верхняя губа сужена в широкий, на верхушке выемчатый усеченный носик. 2 тычиночные нити ясно бородчатые. Пыльники супротивные, тупые» [Место произрастания при первоописаниях не указано].

А. И. Шренк описал целую серию новых видов мытника из Восточного Казахстана, причем только в группе *Verticillata*, кроме *P. platyrhyncha*, еще и *P. cheilanthifolia* Schrenk, *P. violascens* Schrenk. Он собрал и значительную серию экземпляров не только по *P. interrupta* Steph., но и по другим видам, ранее описанным от имени Ф. Штефана у Вильденова, — *P. achilleifolia* Steph., *P. compacta* Steph. Все эти виды он наблюдал в природе и описывал их квалифицированно, сравнивая именно с близкими видами. Вполне вероятно, что он использовал для различения видов мытника прямо в природе и монографию Х. Стевена (1820).

В отличие от других видов, описанных Шренком, по *P. platyrhyncha* материала у автора, видимо, было мало. Более того, этот вид не был собран Г. С. Карелиным и И. Кириловым и, по-видимому, не попал в другие гербарии (возможно, кроме гербария Х. Стевена).

В БИН РАН (LE) хранятся 2 номера этого вида с предельно краткими этикетками: 1) № 331 Alatau, 1841, Juli (Schrenk), написанная не почерком Шренка, причем и фамилия коллектора написана тоже другим почерком. 2) № 749 *P. platyrhyncha* Sch[renk]. Songarei (Schrenk). Таких 2 листа, и на одном из них с номером 749 есть рисунок К. И. Максимовича, изображающий детали цветка, но не очень точно. Вообще растения с этим номером поменьше, но важнейшие признаки вида выражены на всех экземплярах, и они в основном соответствуют описанию. Стебли у них опушенные, а чашечки густоопушенные, как и прицветники, которые более листовидные (т. е. листья более явственно входят в соцветие, и даже верхние еще несут на верхушках перистое рассечение), шлем заканчивается коротким, но тупым носиком. Важно и то, что хрящеватая ткань на листьях развита значительно слабее, чем у *P. interrupta*, причем почти нет хрящеватых остроконечий на сегментах листа. В описании А. И. Шренка нет только одной важной детали. У *P. platyrhyncha* другая форма шлема, чем у *P. interrupta*. Если форма шлема у последнего серповидная (falcata), то у *P. platyrhyncha* она дуговидная или крючковидная! (рис. 2). И это заметил в обработке рода во «Flora Rossica» А. А. Бунге, различавший форму шлема у *P. interrupta* и *P. platyrhyncha* как «*Galea incurva*» и «*Galea arcuata* » (Bunge, 1846). В то же время Бунге характеризует сухой цвет венчика *P. platyrhyncha* как беловато-соломенный, а Шренк, видевший венчики цветков в живом состоянии, определяет их цвет как белый (т. е. такой же, как у *P. interrupta*). Отметим еще одно обстоятельство. *P. interrupta* справедливо был помещен А. А. Бунге в группу *Erostres* (т. е. без носика шлем), но он знал, что у экземпляров, которые он наблюдал лично в природе, обычно развиты два очень коротких острых зубчика, направленные вперед. Однако так бывает не всегда, есть и экземпляры *P. interrupta*, со-

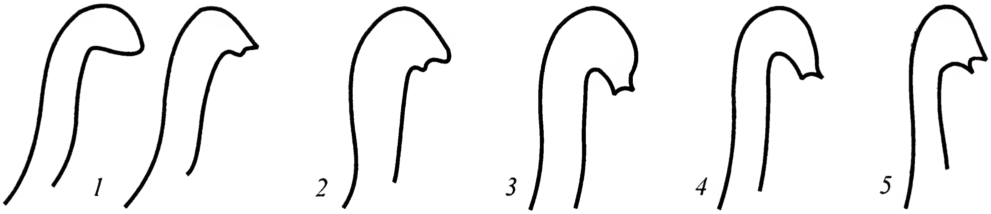


Рис. 2. Форма шлема у цветков видов рода *Pedicularis* группы *Interruptae*.
1 — P. interrupta subsp. *interrupta*, *2 — P. interrupta* subsp. *tarbagataica*, *3 — P. platyrhyncha*, *4 — P. chorgossica*, *5 — P. gypsicola*.

вершенно лишенные зубчиков. Тупой же и **направленный вниз носик** шлема *P. platyrhyncha* выемчатый, т. е. зачаточные зубчики у него расставлены по краям носика.

По всем этим признакам объединять *P. interrupta* и *P. platyrhyncha* нельзя. Это разные виды. Но встает вопрос, а откуда был описан *P. platyrhyncha*? Этикетки гербариев Шренка чаще всего писались заново, и нередко в них спутаны годы (поскольку указывался лишь месяц, а иногда и он не был указан). В июле 1841 г. (с 28 июня по 26 июля) Шренк был в районе между восточной частью Джунгарского Алатау и Тарбагатаем, обходя с востока оз. Алакуль. Наиболее частые этикетки с этими датами — пункты, относящиеся к долине р. Эмель, горам Арасан, а также местности Джангыз-Агач. Но есть и этикетки с теми же датами «Горы Барлык, до 10 000 футов!». А ведь еще в июле 1840 г. Шренк также работал (с 10 июля по 1 августа) за Алакулем, на той же дороге, где интенсивно собирал в низкогорьях. Видимо, в 1841 г. Шренк значительно углублялся в горы на территорию Китая (в горы Барлык и Майли), а может быть, прошел и дорогой из Барлык-тау на Эмель по территории, контролируемой Китаем. Разрешения на работы в этих районах у Шренка не было, но при хороших связях с местными баями побывать в горах он мог, однако показать это в печатных трудах было бы опрометчиво. Наиболее вероятно, что *P. platyrhyncha* был собран Шренком именно при заезде по северному макросклону Барлык-тау (Кер-тау) к высоким вершинам более 3000 м. Возможно также, что именно там, а не в Тарбагатае был собран и *Lindelofia angustifolia* (Schrenk) Brand (*Solenanthus angustifolius* Schrenk), тоже после Шренка никем не собиравшийся. Во флорах Китая *P. platyrhyncha* не приводится, и ничего похожего на него не описывалось. Таким образом, это новинка для флоры Китая, но давно известная.

В 1964 г. Н. Л. Семиотрочева описала по сборам из Западного Тарбагатая новый вид *Pedicularis tarbagataica* Semiotr., отличая его от *P. interrupta* по большей мощности растений, листьям со слабо развитыми хрящеватыми окончаниями сегментов, крупным (25—28 мм) желтым венчиком, по шлему венчика с коротким двузубчатым носиком и трубке венчика, согнутой выше зева чашечки. Цвет венчика был, видимо, сообщен коллектором Е. Ф. Степановой, но вряд ли она хорошо помнила, как выглядело это собранное ею очень редкое растение, да еще и в конце июня, уже отцветая. В сухом же виде и у типа, и у изотипа цвет венчиков сильно изменен (буроватый). От крупных экземпляров *P. interrupta* типы *P. tarbagataica* отличаются, в общем, скорее, количественными признаками, связанными с оптимальными условиями их развития. Наиболее существенно то, что хрящеватость краев сегментов листьев слабо выражена, а трубка венчика более ясно согнута (хотя и у *P. interrupta* она, в общем, согнута). И зубчики на верхушке шлема нередко развиты и у *P. interrupta*, о чем, в частности, писал А. А. Бунге. По сведениям Е. Ф. Степановой (1958), *P. interrupta* — очень редкое растение в степном поясе

Тарбагатая, и это подтверждают гербарные данные: этот вид не известен на большей части этих гор, за исключением верховий правых притоков р. Аягуз. Тип *P. tarbagataica* был собран в верховьях р. Каракол на северном макросклоне западных среднегорных массивов Тарбагатая, которые здесь еще не оформлены в единый хребет, а р. Каракол, начинаясь на северном склоне этих массивов, затем пересекает их и течет к югу (в котловину оз. Сасык-куль). Определены же эти растения были первоначально как *P. verticillata* L. Никаких других, кроме типовых, экземпляров мне увидеть не удалось. Пока более обоснованно можно считать, что *P. tarbagataica* — слабо отчлененная раса (подвид) *P. interrupta.*

В группу родства *P. interrupta* входит также *Pedicularis chorgossica* Regel et Winkl. Этот вид, описанный по сборам А. Э. Регеля из Кульджи (верхней части бассейна р. Или на территории Китая), не попал ни во «Флору КНР» на китайском языке, ни в англоязычную «Flora of China», хотя он не только был детально описан, но и изображен в монографическом обзоре К. И. Максимовича, а затем приведен и в обработке Л. И. Иваниной для сводки «Растения Центральной Азии» (Maximowicz, 1888, Иванина, 1970, Ivanina, Popova, 1997, Yang Hanbi, N. Holmgren, R. Mill, 1998). Характерными признаками этого вида, в общем довольно близкого к *P. interrupta* и *P. platyrhyncha*, являются почти полное отсутствие опушения, не всегда строгая мутовчатость стеблевых листьев (они иногда расставлены в мутовках), слабое развитие хрящеватой ткани по краям сегментов листьев, высокое захождение стеблевых листьев в соцветие, довольно мелкие и обычно узкие прицветники, трубка слабосогнутая в зеве венчика. Форма шлема у *P. chorgossica* ближе к *P. platyrhyncha*, но в отличие от него носик более узкий и двузубчатый (зубцы направлены вниз). При первоописании цвет венчика указан не был, но на одной из этикеток сборов А. Регеля можно ясно прочитать: «fl. lilacino-coeruleis vel rubris» (т. е. венчик с характерной антоциановой окраской, возможно, слегка меняющейся при отцветании). Собственно типовые образцы вида происходят из бассейна р. Хоргос, т. е. с самой границы Китая и России (затем СССР и, наконец, Казахстана), но этот вид никогда не включался ни во «Флору Казахстана», ни во флору Средней Азии, поскольку все другие местонахождения его находились только восточнее, в пределах Китая, на южных склонах хр. Боро-Хоро (системы Джунгарского Алатау). Самостоятельность вида бесспорна, но неизвестной остается окраска цветков в разных популяциях.

Самым южным из видов родства *P. interrupta* является *P. gypsicola* Vved., тип которого выбран был из нижних участков бассейна р. Чон-Кемин (Сев. Киргизия). Этот малоизвестный вид сравнивался А. И. Введенским прежде всего с *P. chorgossica*, от которого он отличался менее рассеченными жесткими листьями (ось которых крылатая, но вполне цельнокрайная), а также голыми гладкими чашечками. Можно, однако, особо подчеркнуть, что большая жесткость листьев связана в данном случае с развитием хрящеватого окаймления (и остроконечий), что является признаком, сближающим с *P. interrupta*. Также можно трактовать и более прямую трубку венчика. Однако у *P. gypsicola* есть и признаки, отличающие его от всех выше названных видов. Вздувшаяся перепончатая (хотя и с травянистыми жилками) и голая чашечка резко отличает его. Столь же индивидуальным признаком является короткий конический и с едва развитыми зубчиками носик. Таким образом, и здесь мы можем считать, что этот редкий вид из явного родства *P. interrupta* самостоятельный.

Что же касается положения группы *P. interrupta* в системе рода *Pedicularis*, мы можем пока что сказать следующее. Общепринятой системы крупного (более 600 видов) рода *Pedicularis* нет. Начало этой системы было заложено российскими систематиками (Х. Стевен, А. А. Бунге, К. И. Максимович), но даже Максимовичу было неизвестно еще более половины видов рода, и прежде всего виды Юго-Западного Китая, Южных Гималаев и Центральной и Южной Америки (где виды рода представлены до Эквадора). Монограф сем. *Scrophulariaceae* Д. Прейн, к сожалению, ограничил свои работы с этим родом только видами Восточной Азии (Prain, 1890), и их ему было известно еще немногим больше, чем Максимовичу. Попытки Г. Бонати и В. Лимприхта охватить род в целом были, по существу, бесплодными, поскольку они даже не могли исследовать большое число видов, хорошо описанных К. И. Максимовичем, не говоря уже о других китайских видах. Новая система рода в основном на оригинальных китайских материалах стала создаваться Ли и Цунем, которые широко пользовались в своих построениях внеранговыми (незаконными номенклатурно) таксонами, применяемыми, однако, исходя из оригинальных теоретических построений. Это были весьма спорные, хотя и интересные, представления об эволюции цветка *Pedicularis* в связи с опылением различными насекомыми (Li, 1948—1949; Tsoong, 1955). Но когда системы эти стали предметом чисто номенклатурных упражнений (перевода «грексов» и групп родства — в ряды и т. д.), они были безнадежно испорчены. То же, по существу, случилось и с обработкой А. И. Введенского во «Флоре СССР», когда редакция издания, не приняв выделения Введенским «grex», перевела эти группы в ряды, которые, конечно, не были «комаровскими» рядами в понимании Е. Г. Боброва. Введенский был вынужден это особо объяснить в одной более поздней работе (Введенский, 1955, 1959). В недавнем обзоре отечественных монографов рода Л. И. Иваниной и Т. Н. Поповой, касавшемся подрода *Verticillatae* (Benth.) Ivanina, была предпринята попытка изменения системы этой группы, содержащая очень важную новую идею — выделение группы однолетних видов с ветвящимися побегами в особую секцию (Иванина, Попова, 1998). Но в остальном эта система мутовчатолистных видов *Pedicularis*, даже только на базе видов, растущих на территории России, Кавказа, Средней и Центральной Азии, вряд ли может считаться удачной. Использование в системе секций двух таксонов более низкого ранга — подсекции и ряда (серии) — не улучшило, а ухудшило систему этой группы. Что же касается видов родства *P. interrupta*, то они в этой системе составляют ряд Series *Platyrhynchae* Maxim. в подсекции *Crassirostres* Ivanina et T. N. Pop. секции *Verticillatae* Benth., в котором, однако, по каким-то причинам пропущен *P. tarbagataica* Semiotr. Характеристика ряда совершенно не отвечает признакам в него включенных видов. Так, стебель в большинстве случаев не один, а несколько, и высота их до 40(60) см. Венчики не желтые, а белые (реже розоватые и у одного вида розово-лиловые) и т. д. Ниже дано новое описание этой группы.

Совершенно ясно, что группа разобранных выше видов — не ряд, а скорее именно «группа уподобления», или «гибридогенный комплекс», причем в своей подсекции связанный с рядом *Cheilanthifoliae* (но виды последнего — производные от типов *Platyrhynchae* (*Interruptae*)). Что же касается состава подсекций, то совершенно ясно, что объединение в подсекции *Verticillatae* таких типов, как группа родства *Amoenae* и комплекс рядов *Semenowianae*, *Pycnanthae*, *Veraenae*, *Sarawschanicae* и *Czuilienses*, совершенно не оправдано, искусственно, а положение здесь же типового ряда (и вида) особенно сомнительно. Все дело в том, что по всем пока имеющимся данным, род *Pedicularis* весьма однороден цитологически. Подавляющая часть его видов (причем, **из разных** подродов — *Sceptrum*, *Verticillatae*, *Pedicularis* s. str.) — диплоиды с 2n = 16, хотя в подроде *Sceptrum* есть и тетраплоиды (2n = 32). Но *Pedicularis verticillata* L. — диплоид с 2n = 12 (в роде известен еще один вид с таким же числом хромосом, но это однолетник, и очень обособленный — *P. carnosa* Wall.). Известно также, что еще один вид (из секции *Spicatae* Ivan. et T. N. Pop.) — *P. ludwigii* Regel — диплоид с числом хромосом 2n = 14. *P. verticillata* L. был исследован из разных частей ареала, причем определялось не только соматическое число, но и гаплоидное (n = 6). И хотя сейчас исследовано всего 10 % состава видов, имеющиеся цитологические данные все же следует учитывать, а что касается группы родства *P. interrupta*, то, конечно, необходимо в первую очередь детально исследовать кариотип этого вида из Алтайского края и Оренбургской обл.

Пока же, завершая обзор этой группы родства, я привожу номенклатурные цитаты и краткие характеристики распространения изученных видов, а также некоторые соображения по возможной истории этой группы в том объеме, который пока нам известен.

Grex *Interruptae* Vved. 1955. Фл. СССР, XXII: 175 (sub series). Стеблей несколько (у молодых особей один) из мощного разветвления на верхушке каудекса стержневого корня без запасающих веретеновидных мочковатых корней. Прикорневые листья слабо развиты или (реже) отсутствуют. Стеблевые листья в нескольких мутовках, по 3—4 (5), иногда нижние, по 2, супротивные. Соцветие обычно прерванное, с расставленными мутовками цветков (даже во время начала цветения). Чашечка травянистая (редко перепончатая), широко колокольчато-трубчатая, симметричная. Венчики 18—25 (28) мм, белые, реже с антоциановой подкраской (в сушке желтоватые или буреющие). Трубка венчика от едва согнутой в зеве чашечки до заметно согнутой (но не под углом, близким к прямому). Шлем (верхняя губа) серповидно или крючковидно согнутый, со слабо отчлененным носиком (реже без ясного носика), обычно с короткими тонкими зубцами, реже без зубцов. Нижняя губа короче верхней, со средней лопастью значительно короче боковых. Коробочка почти симметричная, хотя носик ее согнут во внешнюю сторону.

1. *Pedicularis interrupta* Steph. ex Willd., 1800 in C. Linne' Spec. Plant., edit. 4, vol. 3, p. 1 : 214; Bunge 1846—1847 in Ledeb. Fl. Rossica, vol. 3, p. 1 : 268; Введ., 1955 Фл. СССР 22 : 715.

Lectotypus: In Sibiria (Stephan in Herb. Willd.) (B) — (foto!).

Isotypus: Sibiria (Sievers et? Nisch ex Pallasianus) — Herb. Stephanianum, N 796 (LE)!

1a. *Pedicularis interrupta* subsp. *interrupta* h. 1.

Typus: typus spec.

Распространение: Заволжско-Казахстанская провинция Степной подобласти Бореального подцарства Голарктики (подуральско-восточноказахстанский дизъюнктивный тип ареала). **Россия:** Оренбургская обл.: Троицкое меловое плато; Алтайский край: мелкосопочники в бассейне р. Алей, главным образом по р. Золотуха. **Казахстан:** Западно-Казахстанская обл. — ? Актюбинская обл.: меловые возвышенности Актау — Ишкерган-тау; Джезказганская обл.: Центрально-Казахстанский мелкосопочник в верховьях р. Сарысу — массив Кызыл-рай; Семипалатинская обл.: низкогорья Чингиз-тау — мелкосопочники между Северным Тарбагатаем, массивом Аркат и долиной р. Чар-Гурбан, а также по междуречью Иртыша и Алея («Коростелевская степь»). Указания для Бетпакдала ошибочны.

1б. **Pedicularis interrupta Steph. ex Willd. Subsp. tarbagataica (Semiotr.) R. Kam. comb. nov.** — *P. tarbagataica* Semiotr., 1964. Бот. мат. Герб. (Инст. бот. АН Каз.ССР), 2 : 41, idem, 1965. Фл. Казах., 8 : 124, tab. 15, fig. 2; А. Ли 1987. Опред. раст. Средней Азии, Т. IX : 261.

Lectotypus: Казахстан, хр. Тарбагатай, сев. склон, севернее пос. Новотроицкое, ущелье р. Каракол (Е. Степанова, 28.06.1958, sub *P. verticillata* L.). (AA).

Isotypus: Казахстан, хр. Тарбагатай, сев. склон, в 7 км сев. пос. Новотроицкое, ущелье р. Каракол (Е. Степанова, 28.06.1958, sub *P. verticillata* L.). (LE).

Распространение: известен только из одного местонахождения на северном макросклоне западных низкогорий хр. Тарбагатай.

Важнейшие особенности морфологии: мощное развитие растений (стебли до 60 см выс., стеблевые листья до 17 см дл. и 3.5 см шир.), слабое развитие хрящеватой ткани по краям сегментов листа и отсутствие хрящеватых окончаний на сегментах. Венчик с заметно согнутой ниже середины трубкой и серповидным шлемом с 2 короткими зубчиками. Цвет венчика в природе неизвестен (в сухом состоянии желтовато-бурый).

2. *P. platyrhyncha* Schrenk 1842 (18.10) Bull. Cl. Phys.-Math. Ac. Sci. Petersb., vol. 1. N 5 : 79; idem. 1842 (22.10) in Fisch. et Mey. Enumer. altera plantar. novar. a cl. Schrenk lectarum : 21; A. Bunge 1846—1847 in Ledeb. Fl. Ross., vol. 3, p. 1 : 269; Введ. 1955. Фл. СССР, 22 : 716.

Lectotypus: «*Pedicularis platyrhyncha* Schrenk. Songarei (Schrenk), N 749» (лист с рисунком К. И. Максимовича). (LE)! Isotypus: idem!

Паратип: «Alatau, 1841, Juli (Schrenk, N 331)». (LE)!

Распространение: при первоописании точного местонахождения не указано. По дневниковым маршрутным записям, по-видимому, описан с территории КНР, с гор Барлык-тау. Указания во «Флоре Казахстана» на Джунгарский Алатау (в пределах Казахстана), Чу-Илийские горы, а также Киргизский Алатау и Кульджу (в пределах КНР) ошибочны. Вид пока неизвестен по каким-либо сборам, кроме типовых (узколокальный горно-джунгарский тип ареала).

Важнейшие особенности морфологии: стебли, прицветники и чашечки коротко и густошерстисто опушенные. Листья со слабо выраженной хрящеватой тканью по краям сегментов. Венчик белый, с крючковидно изогнутым шлемом и коротким широким носиком без явных зубцов, но с пологой выемкой снаружи.

3. *P. chorgossica* Regel et Winkl., 1879. Acta Horti Petropol., vol. 6 : 350 (sphalm. — chorgonica); Maxim. 1988. Bull. Ac. Sci. St.-Petersb., vol. 32 : 586; Иванина, 1970. Раст. Центр. Азии, вып. 5 : 159.

Lectotypus: «Mittlerer Chorgos, 3—5000′, A. Regel, 16.05.1879» (с рисунком) (LE)!

Паратипы: Chorgos, 5—6000′ (A. Regel, 15.05.1879), Mittlerer Chorgos, 5—6000′ (A. Regel, 16.05.1879 — 2 листа!), Oberer Chorgos, 5—6000′ (A. Regel, 06.1879 — 2 листа) (в том числе с указанием на цвет венчиков), Chorgos, 5—6000′ (A. Regel, 06.1879) (все — LE)!

Распространение: эндемик гор системы Джунгарского Алатау: хребты Боро-Хоро и Кокаймыр-тау в южной цепи гор Джунгарского Алатау; перевал Боргаты, западная часть хр. Ирен-Хавирга, Горно-Джунгарская подпровинция Джунгаро-Тяньшане-Алайской провинции Переднеазиатской горной области Древне-Средиземного подцарства.

Важнейшие особенности морфологии: почти полностью голые побеги. Листья с очень слабым развитием хрящеватой ткани по краям сегментов (или полным ее отсутствием). Относительно мелкие и узкие прицветники. Цветки с антоциановыми тонами окраски.

4. *P. gypsicola* Vved., 1959. Бот. мат. Герб. Ин-та бот. АН Уз.ССР, вып. 15 : 7; Айдарова. 1962. Фл. Киргиз.ССР, т. 10 : 211; А. Ли. 1987. Опред. раст. Ср. Азии, т. 9 : 260.

Lectotypus: Киргизия, бассейн р. Чон-Кемин, урочище Каты-сай, 1500—1600 м (К. Исаков, 10.06.1955). (ТАК)!

Isotypus: Киргизия, бассейн р. Чон-Кемин, урочище Каты-сай, 1500—1600 м (К. Исаков, 10.06.1955). (FRU) — non vidi.

Распространение: узколокальный эндемик Северного Тянь-Шаня. Известен из двух местонахождений в Сев. Киргизии: в нижней части бассейна р. Чон-Кемин между южными отрогами хр. Заилийский Алатау и северными отрогами хр. Кунгей-Алатоо и в Боомском ущелье на восточной оконечности хр. Киргизский Ала-тоо (сборы Р. И. Аболина в ТАК!). Северо-Тяньшанская подпровинция Джунгаро-Тяньшане-Алайской провинции Переднеазиатской горной области Древне-Средиземного подцарства.

Важнейшие особенности морфологии: побеги коротко опушенные. Листья с хрящеватыми остроконечиями и окаймлением сегментов. Чашечка почти вздутая, перепончатая с травянистыми жилками. Венчики с почти прямой или едва согнутой трубкой, с коническим небольшим носиком шлема и едва развитыми зубчиками на нем. Цвет венчика белый (у типа), но у экземпляров из Боомского ущелья не выяснен.

По моим представлениям, три белоцветковых вида группы *P. interrupta* (включая и подвид), *P. platyrhyncha* и *P. gypsicola* имели общего предка, который, вероятно, был ближе всего к современному *P. interrupta* subsp. *tarbagataica* и наиболее крупным экземплярам *P. interrupta* subsp. *interrupta.*

Непосредственно родственные, но более продвинутые виды ряда *Cheilanthifoliae* Maxim. занимают обширный горный ареал от южной части Алтайской горной страны и Джунгарии, гор Средней и западной части Центральной Азии до Гималаев, Тибета, Цинхая и Ганьсу. Не исключено, что *P. chorgossica* как вид возник на контакте общего предкового типа *P. interrupta* и *P. cheilanthifolia.* Более отдаленными группами родства в этом филуме могут являться пара видов *P. maximowiczii* Krassn. (Восточный Тянь-Шань) и *P. polygaloides* Hook. f. (Сикким — Бутан — Ю. Тибет) с восходящими (иногда и длинно стелящимися) побегами, причем у *P. maximowiczii* — крупные белые венчики, а также единственный вид ряда *Denudatae* Prain — *P. denudate* Hook f. (Сикким) и виды ряда *Plicatae* Prain, занимающие общий ареал от Южного Шэньси, Ганьсу и Цинхая до Южного Тибета.

Остальные типы *Verticillatae* — значительно более далеки, хотя и среди них численно преобладают разнообразные группы в Юго-Западном Китае, по-видимому, длительно там автохтонно развивавшиеся. В то же время очень примитивный признак (развитие 5 тычинок) свойственен одному виду рода, тоже имеющему мутовчатые листья, — *P. ikomai* Sasaki (горы Тайваня). Целый же ряд групп *Verticillatae* имеют исключительно обширные ареалы, охватывающие и Арктику, и Субарктику, а также горные системы Евразии и Северной Америки, в том числе Гималаи, Юго-Западный Китай, но в Америке к югу только до Скалистых гор. Поэтому, несмотря на то что *Verticillatae* в целом, видимо, полифилетическая группа, древность основных филумов в этом подроде очевидна, а происхождение их связано с Азией, причем для части видов, видимо, с субтропиками Южной Азии, но для другой части, скорее, с Северной Азией.

Пожалуй, и предковый тип группы *Interruptae* возник в неогене именно в северной части Азии. Ценотически это мог быть тип лугопрерий, связанных с деградирующими ценотическими комплексами лесных флор «тургайского типа» (обедненные полидоминантные леса с участием дубов, близких к листопадным дубам типа *Quercus robur*, *Q. mongolica*, *Q. wutaischanica*, и связанные с ними боровые ценозы бореальных сосен). Собственно *P. interrupta* вычленился из группы родства, войдя в состав петрофильных степей, в то время как несколько более южные типы, возможно, были связаны с шибляками и полусаваннами. Время их становления, скорее, плиоцен.

Несколько ранее от общих предков с *Interruptae* в горных условиях Средней Азии, Гималаев, а возможно, и Тибета, и Цинхая отчленились и типы *Cheilanthifoliae*, *Denudatae*, и предковые типы *Plicatae*, далее развивавшиеся только в горах, отчасти мигрировавшие при подъемах гор к югу.

К сожалению, пока даже предположительно невозможно определить исходный тип для всего этого преимущественно «североазиатского» филума в подроде *Verticillatae* (этот позднеолигоценово-миоценовый тип должен в этом случае иметь некоторое отношение и к пацифико-североамериканским мытникам, где мутовчатолистных оригинальных типов нет). Но собственно *P. verticillata* L. — это тоже осколок того же филума, имевший совершенно иную историю.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Введенский А. И. Род Мытник — *Pedicularis* L. // Флора СССР. М.; Л., 1955. Т. 22. С. 687—795.

Введенский А. И. Заметки о некоторых среднеазиатских видах рода *Pedicularis* // Бот. матер. Гербария Ин-та ботаники АН Уз.ССР. Ташкент, 1959. Вып. 15. С. 3—9.

Выдрина С. Н. Pedicularis L. — Мытник // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 12. С. 64—92.

Иванина Л. И. Pedicularis L. // Растения Центральной Азии. Л., 1970. Вып. 5. С. 148—188.

Иванина Л. И., *Попова Т. Н.* Система подрода *Verticillatae* рода *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) флоры России и прилегающих территорий // Бот. журн. 1990. Т. 83. № 10. С. 92—99.

Иванов В. В. Норичниковые Северного Прикаспия // Флора и растительность Северного Прикаспия. Л., 1975. С. 52—97.

Карамышева З. В., *Рачковская Е. И.* Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л., 1973. 279 с.

Кольченко О. Т. Систематический список высших дикорастущих растений Западно-Казахстанской области // Природно-ресурсный потенциал и проектируемые объекты заповедного фонда Западно-Казахстанской области. Уральск, 1998. С. 119—138.

Крылов П. Н. [при участии *Сергиевской Л. П.*]. *Pedicularis* L. // Флора Западной Сибири. Томск, 1939. Т. 10. С. 2490—2528.

Ли А. Д. Род *Pedicularis* L. — Мытник // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Ташкент, 1987. Т. 9. С. 254—269.

Павлов Н. В. Флора Центрального Казахстана. М.; Л., 1938. Часть 3. 429 с.

Петренко А. З., *Дарбаева Т. Е.*, *Фартушина М. М.*, *Иркалиева Р. М.* Миргородский государственный ландшафтно-биосферный пустынно-степной заповедник // Природно-ресурсный потенциал и проектируемые объекты заповедного фонда Западно-Казахстанской области. Уральск, 1998. С. 66—70.

Семиотрочева Н. Л. Новые виды мытников из Казахстана // Бот. матер. Гербария Ин-та ботаники [АН Каз.ССР]. Алма-Ата, 1964. Вып. 2. С. 40—46.

Силантьева М. М. Pedicularis interrupta Steph. // Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Барнаул, 1998. С. 270.

Степанова Е. Ф. Растительность и флора хребта Тарбагатай. Алма-Ата, 1962. 434 с.

Шипчинский Н. В. Растительность юго-восточной части Семипалатинского уезда // Предварительный отчет о ботанических исследованиях в Сибири и в Туркестане в 1914 г. Петроград, 1916. С. 205—229.

Bunge A. A. Pedicularis L. // C. Ledebour. Flora Rossica. Stuttgart, 1842. Vol. 3. Pt 1. P. 268—303.

Fischer F. E.-L., *Meyer C. A.* Enumeratio altera plantarum novarum a cl. Schrenk lectarum. Petropoli, 1842. 77 p.

Ivanina L. I., *Popova T. N.* New series in *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) // Novon (1997), 1998. Vol. 7. N 4. P. 373—375.

Li H.-L. A revision of the genus *Pedicularis* in China, Pt 1—2 // Proc. Acad. Sci. Philadelphia, 1948. T. 100. P. 205—378; 1949. T. 101. 214 p.

Maximowicz C. J. Pedicularis L. synopsis generic nova // Bull. Acad. Imper. Sci. St.-Petersb., 1877. T. 24. P. 26—88; 1881. T. 27. P. 425—560; 1888. T. 32. P. 515—619.

Pallas P. S. Plantae novae ex herbario et schedis defuncti Botanici Johannis Sievers // Nova acta Acad. Sci. Imper. Petrop. 1797. T. 10. P. 369—383.

Prain D. The species of *Pedicularis* of the Indian Empire and its frontiers // Ann. Bot. Gard. Calcutta, 1890. N 3. 196 p.

Schrenk A. J. Species plantarum novae, a Dr. A. Schrenk nuperrime in Songaria lectae // Bull. Cl. Phys.-Math. Acad. Sci. St.-Petersb., 1842. T. 1. N 5. P. 79—80.

Sievers J. Briefe aus Sibirien // Neue Nord. Beytrage, 1796. Bd 7. P. 143—370.

Trautvetter E.-R. Enumeratio plantarum songoricarum a Dr. A Schrenk annis 1840—1843 collectarum (Cont. 3) // Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, 1866. T. 4. P. 87—144.

Tsoong P.-C. A new system for genus *Pedicularis* // Acta Phytotaxon. Sin., 1955. Vol. 6. P. 71—147.

Yang Hanbi, Holmgren N., Mill R. Pedicularis L. // Flora of China. Vol. 18. *Scrophulariaceae—Gesneriaceae.* 1998. P. 97—209.

SUMMARY

A group of closely related species of the genus *Pedicularis* L. (5 taxa) is revised. Classical localities for *P. interrupta* and *P. platyrhyncha* were first established. It is shown, that *P. platyrhyncha* is a good (distinct) species new to the flora of China, as well *P. chorgossica.* The map of geographic ranges for all the 5 taxa is presented, and their history is discussed.

УДК 582.736 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 6

© М. Ю. Гончаров, Г. П. Яковлев

О НОВОЙ ТРИБЕ *LECOINTEEAE* (*FABACEAE*) И О РОДЕ *ZOLLERNIA*

M. Yu. GONCHAROV, G. P. YAKOVLEV. ON THE NEW TRIBE *LECOINTEEAE* (*FABACEAE*) AND THE GENUS *ZOLLERNIA*

Санкт-Петербургская химико-фармацевтическая академия
197322 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 14
Поступила 07.02.2005

Дается краткая характеристика трибы *Swartzieae* (*Fabaceae*), описывается новая триба *Lecointeeae*, включающая роды *Lecointea*, *Zollernia, Exostyles, Harleyodendron* и *Holocalyx.* Приведен обзор рода *Zollernia*; описан новый вид из Бразилии (штат Байа).

Ключевые слова: триба *Swartzieae*, новая триба *Lecointeeae*, *Zollernia*, новый вид.

Статья посвящена обзору представителей *Fabaceae*, традиционно относившихся к очень своеобразной архаичной трибе *Swartzieae* DC. s. l., и в частности роду *Zollernia* Nees. Представители трибы *Swartzieae* — кустарники или деревья, изредка весьма крупные (например, единственный вид африканского рода *Mildbraediodendron* Harms достигает иногда 60 м). Наиболее характерным признаком трибы является цельная в бутоне чашечка, разрывающаяся при распускании на неправильные (реже правильные) сегменты, которые затем закручиваются и нередко рано опадают. Для трибы характерны также непарноперистосложные, однолисточковые или даже простые (вторично простые) листья. Цветки с пятичленным венчиком (роды *Aldina* Endl., *Exostyles* Schott, *Lecointea* Ducke, *Zollernia* Nees), слегка неправильные. В случае, когда венчик состоит из единственного лепестка, они резко зигоморфные (*Bocoa* Aubl., *Candolleodendron* Cowan, *Swartzia* Schreb.). Иногда лепестки полностью отсутствуют (*Cordyla* Lour., *Mildbraediodendron* Harms, некоторые виды *Swartzia*). Тычинок либо 10 (*Exostyles*, *Lecointea*, *Zollernia*) (у представителей последнего рода число тычинок может варьировать от 9 до 13), либо они многочисленные (у видов родов *Bocoa* и *Aldina* до нескольких десятков, у некоторых видов *Swartzia* и *Cordyla* — до 150). Иногда андроцей диморфный (*Swartzia*) — тычинки 2 типов: более короткие и более длинные, причем механизм их формирования в цветке различен (Tucker, 2003).

Большая часть трибы *Swartzieae* распространена в тропическом поясе Южной Америки. Представители трибы произрастают на территории Бразилии, Суринама, Гайаны, Французской Гвианы, Колумбии, Венесуэлы, Эквадора, Перу, Боливии, Парагвая и Аргентины (в последних 2 странах встречаются лишь представители рода *Holocalyx*, не всегда включаемого в состав трибы). Наибольшее видовое разнообразие характерно для бразильской Амазонии (штаты Пара, Мараньон, Амазонас, Сеара и др.), а также для района Гвианского плоскогорья и Венесуэльской Амазонии. Велико видовое разнообразие трибы и на юго-востоке Бразилии. Представители трибы также заходят в Центральную Америку (от Панамы до Мексики — роды *Swartzia*, *Lecointea*, возможно, *Aldina*), некоторые виды рода *Swartzia* встречаются на островах Карибского бассейна (в частности, на Кубе, в Тринидаде и Тобаго). В пределах своего ареала они произрастают во влажных тропических лесах (район Амазонки, влажные приатлантические леса Восточной Бразилии), в разреженных лесах (каатинга), реже в саваннах. В горных районах поднимаются до высоты 600—800 м.

Помимо Южной и Центральной Америки представители трибы встречаются и в Африке. Они распространены практически на всей территории Африки южнее Сахары (по-видимому, кроме юго-западной Африки) и на Мадагаскаре. К сугубо африканским *Swartzieae* относятся представители родов *Cordyla*, *Mildbraediodendron*, *Baphiopsis* Benth. ex Bak. и *Bobgunnia* Kirkbr. et Wiersma (последний был описан в 1997 г. J. Kirkbride и J. Wiersma и включает 2 вида, ранее относившиеся к роду *Swartzia*). В Азии представителей трибы нет.

Особенности распространения трибы указывают на ее достаточную древность. Современный ареал позволяет предположить, что предки ныне живущих *Swartzieae* возникли в период существования единого массива Гондваны и произрастали в прошлом, скорее всего, лишь на ее территории.

Представления об объеме трибы и ее систематическом положении в различное время менялись и остаются спорными и в настоящем. Впервые *Swartzieae* были выделены A. P. de Candolle в 1825 г. Во второй половине XIX в. шварциевые в ранге трибы были помещены в подсемейство цезальпиниевых. Эта точка зрения долгое время была преобладающей (Taubert, 1891; Cowan, 1968). G. Bentham же (1865) рассматривал шварциевые как трибу в составе подсем. *Papilionoideae*. Во второй половине XX в. на основании изучения морфологических, анатомических, химических и других признаков это положение трибы стало общепризнанным и практически не оспаривается (Hutchinson, 1964; Cowan, 1981). Лишь E. Corner (1951), исследуя семена бобовых, в своей классической работе высказался за подсемейственный ранг шварциевых (у него впервые появляется название *Swartzioideae*).

Положение трибы в подсем *Papilionoideae* до сих пор не вполне ясно. На этот счет существует два основных мнения. Так, R. Polhill (1981) помещает трибу *Swartzieae* в основание филемы мотыльковых и непосредственно из нее выводит трибу *Sophoreae* (Bronn) DC. С другой стороны, Г. П. Яковлев (1991) считает, что предковые шварциевые достаточно рано отделились от неких *Palaeofabaceae* и являются сестринской группой по отношению к «палеософороидам» (*Palaeosophoreae*).

Неясным остается и вопрос об объеме трибы (в традиционном ее понимании). R. S. Cowan (1981) включил в состав трибы 11 родов: *Aldina*, *Baphiopsis*, *Bocoa*, *Candolleodendron*, *Cordyla*, *Exostyles*, *Harleyodendro*, *Lecointea*, *Zollernia*, *Mildbraediodendron* и *Swartzia* (в 1997 г., как было сказано выше, Kirkbride и Wiersma выделили 2 африканских вида последнего рода в новый род *Bobgunnia*). Однако различные авторы на основании таких признаков, как строение венчика, полимерный андроцей и др., добавили в разное время в трибу *Swartzieae* такие роды, как *Holocalyx* Micheli, *Ateleia* Benth., *Cyathostegia* (Benth.) Schery, *Amburana* Schwake et Taub. и некоторые другие, чаще рассматривавшиеся, да и сейчас нередко рассматриваемые в составе трибы *Sophoreae* s. l. С другой стороны, монотипный род *Baphiopsis* иногда сближают с другой архаичной группой мотыльковых — бафиевыми (Baphia group sensu Polhill или трибой *Baphieae* Yakovl.).

В 1994 г. R. Polhill впервые разделил единую ранее трибу *Swartzieae* на 4 неформальные категории (groups): *Swartzia* group, *Aldina* group, *Lecointea* group и *Ateleia* group, причем их таксономический ранг не был обозначен (Polhill, 1994). В 1995 г. P. Herendeen на основании кладистического анализа морфологических данных подтвердил неоднородность трибы (Herendeen, 1995). Им были выделены 2 клады (clade): шварциоидная (swartzioid clade) и лекойнтеоидная (lecointeoid clade): последняя характеризуется зубчатым краем листьев, базальными пыльниками, сильно кутинизированными боковыми клетками устьиц и яйцевидным, кожистым плодом. Эта клада считается, согласно P. Herendeen, более продвинутой с эволюционной точки зрения и включает роды *Lecointea*, *Exostyles*, *Harleyodendron*, *Zollernia*, а также *Holocalyx*. На основании данных, полученных методами молекулярной систематики (анализ trnL участка хлоропластного генома), H. Ireland с соавт. (Ireland et al., 1997) подтвердили эту точку зрения и показали близость некоторых представителей лекойнтеоидной клады (*Exostyles* и *Harleyodendron*) к некоторым дальбергиоидным родам, т. е. родам из трибы *Dalbergieae* Bronn ex DC. (прежде всего *Vatairea* Aubl. и *Vataireopsis* Ducke).

Таким образом, данные, полученные при изучении представителей трибы *Swartzieae* s. l., свидетельствуют о ее неоднородности. Учитывая все эти данные, а также на основании собственного анализа гербарных и карпологических образцов представителей *Swartzieae* s. l., мы посчитали целесообразным разделить этот таксон на *Swartzieae* s. str. и *Lecointeeae*.

Fabaceae tribus Lecointeeae M. Gonczarov et Yakovl. trib. nov.

Folia imparipinnata vel simplicia, saepe margine dentato. Corolla pentapetala, parum zygomorpha. Stamina plerumque 10, rarius 9—13; antherae basales. Fructus ovoideus pericarpio coriaceo.

Typus: *Lecointea* Ducke.

Affinitas. Tribui *Swartzieae* affinis. Foliorum margine dentato (nec integro), antheris basalibus (nec dorsalibus), fructibus ovoideis coriaceis (nec ambitu orbicularibus et lignosis) differt.

Genera *Lecointea*, *Exostyles*, *Harleyodendron*, *Zollernia* et *Holocalyx* includit. Locus generis *Holocalyx* in tribu indubius nobis non videtur, ideoque haec quaestio praecisationem porro requirit.

Листья непарноперистосложные или простые, часто с зубчатым краем. Венчик из 5 лепестков, слегка зигоморфный. Тычинок обычно 10, реже 9—13; пыльники базальные. Плод яйцевидный, с кожистым околоплодником.

Тип: *Lecointea* Ducke.

Родство. Близка к трибе *Swartzieae* DC. s. str. Отличается зубчатым краем листьев (а не цельным), базальными пыльниками (а не дорсальными), яйцевидными, кожистыми плодами (а не округлыми в очертании и деревянистыми).

Включает роды *Lecointea*, *Exostyles*, *Harleyodendron*, *Zollernia* и *Holocalyx*. Положение рода *Holocalyx* в трибе не кажется нам бесспорным, поэтому этот вопрос требует дальнейшего уточнения.

Одним из типичных представителей новой трибы является род *Zollernia*.

Zollernia Nees — небольшой южноамериканский род, включающий около 12 видов. Его изучение проводилось нами на основе гербарных и карпологических образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), а также материалов, предоставленных Национальным гербарием США (Вашингтон) (US) и Гербарием Ньюйоркского ботанического сада (NY). Всего было изучено 92 образца.

Род *Zollernia* был выделен C. G. Nees ab Esenbeck в 1827 г. и изначально включал лишь 2 вида: *Z. splendens* Nees и *Z. falcata* Nees. Второй упомянутый вид был описан еще в 1821 г. C. Sprengel как *Krameria glabra* Spreng. и в настоящее время носит название *Z. glabra* (Spreng.) Yakovl. В 1837 г. был обнародован еще один вид — *Z. ilicifolia* (Brongn.) Vog., а в 1870 г. — *Z. latifolia* Benth. Эти виды были описаны из окрестностей Рио-де-Жанейро, за исключением последнего, описанного из штата Алагоас. В 1910 г. из северо-восточного бразильского штата Пара J. Huber описал *Z. paraensis* Huber, а в 1952 г. при исследовании флоры Гвианского плоскогорья R. S. Cowan выделил *Z. kanukuensis* Cowan. В 1976 г. Г. П. Яковлев в статье, посвященной обзору рода, выделил вид *Zollernia glaziovii* Yakovl., собранный, согласно данным на этикетке, в окрестностях Рио-де-Жанейро, а также показал, что принятые на тот момент виды *Z. securidacifolia* (описан G. Bentham в 1870 г.) и *Z.ulei* (описан Harms в 1915 г.) — синонимы соответственно видов *Z. ilicifolia* (Brongn.) Vog. и *Z. paraensis* Huber. Последними описанными к настоящему времени видами рода являются обитающие в бразильских штатах Байа и Эспириту-Санту *Z. magnifica* Carvalho et Barneby и *Z. modesta* Carvalho et Barneby, выявленные A. M. Carvalho и R. Barneby в 1993 г., а также *Z. cowanii* Manzano, описанный Manzano Vidal de Freitas из юго-восточного бразильского штата Минас-Жераис в 1999 г.

Представители рода распространены преимущественно вдоль побережья Бразилии, от юго-востока до северо-востока, один вид был обнаружен на территории Гвианского плоскогорья, один — известен из Венесуэлы. Основными центрами видового разнообразия являются штаты Сан-Паулу и Гуанабара (здесь произрастают *Z. splendens*, *Z. glabra*, *Z. ilicifolia*, *Z. glaziovii*), а также штат Байа (*Z. latifolia*, *Z. modesta*, *Z. magnifica*). Южной границей распространения рода является, по-видимому, штат Санта-Катарина (Бразилия). Ареалы видов рода показаны на рис. 1 и 2.

Для видов рода характерны различные типы местообитаний. Виды, обитающие на юго-востоке Бразилии, чаще всего встречаются на открытой местности, а также в окрестностях городов (Рио-де-Жанейро, Сан-Паулу). В штате Байа характерным местообитанием для *Zollernia* являются влажные прибрежные леса. В штате Пара *Z. paraensis* также встречается во влажных лесах. *Z. kanukuensis* — вид, обитающий на Гвианском плоскогорье, произрастает, по всей вероятности, по окраинам горных массивов (на высоте до 300 м над ур. м.), по берегам рек.

Представители *Zollernia* — неколючие древесные растения, от кустарников до довольно крупных деревьев. Листья однолисточковые (очевидно, вторично простые) короткочерешковые, кожистые, нередко с зубчато-игольчатым краем (этот

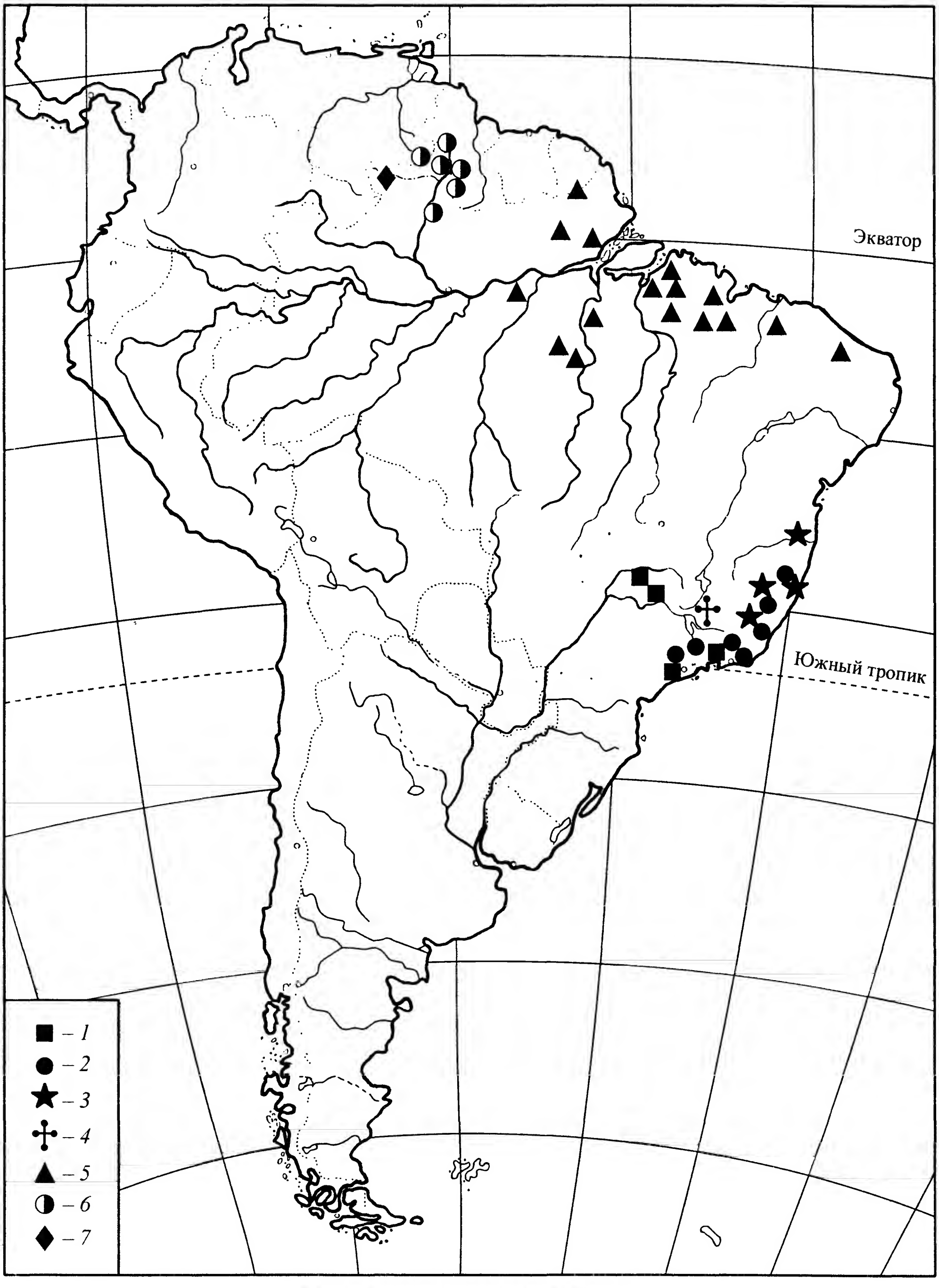


Рис. 1. Ареалы видов рода *Zollernia*.

1 — Z. splendens, 2 — Z. glabra, 3 — Z. modesta, 4 — Z. cowanii, 5 — Z. paraensis, 6 — Z. kanukuensis, 7 — Z. grandifolia.

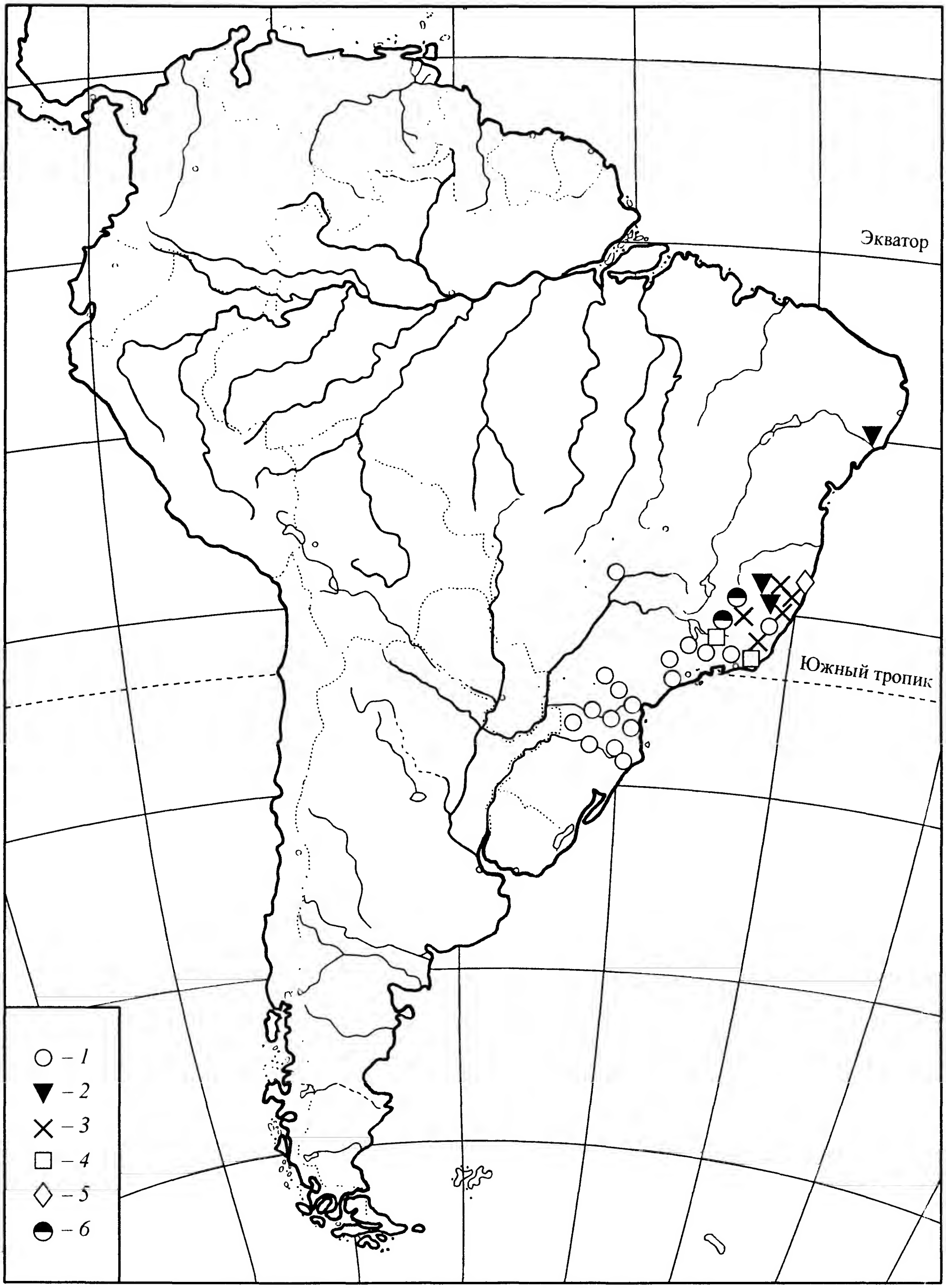


Рис. 2. Ареалы видов рода *Zollernia*.

1 — *Z. ilicifolia*, *2* — *Z. latifolia*, *3* — *Z. magnifica*, *4* — *Z. glaziovii*, *5* — *Z. krukoffii*, *6* — *Z.* sp. aff. *magnifica*.

признак в целом нетипичен для мотыльковых, но типичен для трибы *Lecointeeae*). Прилистники чаще всего кожистые, от мелких (1 мм) до весьма крупных (30 мм), эллиптические, узкоэллиптические, ланцетно-линейные, у некоторых видов заметно серповидно-изогнутые, плотные, иногда рано опадающие. Цветки собраны в верхушечные метельчатые соцветия, цветоносы и цветоножки большей частью опушенные. Прицветники 0.4—3 см дл., треугольные, продолговатые или ланцетные, твердые. Бутоны узкояйцевидные или асимметрично-ланцетные в очертании, 8—12 мм дл., более или менее опушенные. Чашечка в бутонах цельная, охватывает остальные части цветка, при распускании бутонов разрывается на неправильной формы сегменты (кожистые или бумажистые), которые закручиваются или быстро опадают. Венчик желтый или розовый. Лепестков 5; лепесток, соответствующий флагу, несколько шире остальных; тычинок 9—13 (обычно 10), тычиночные нити очень короткие, пыльники линейно-ланцетные, заостренные, вскрывающиеся по длине, чаще всего желтые. Завязь почти сидячая (гинофор не более 2 мм длиной), голая или густо опушенная. Столбик обычно короткий, чаще всего изогнутый, рыльце точечное. Боб яйцевидный, зеленый, с утолщенным перикарпием, двустворчатый, у некоторых видов вскрывающийся, 1—2(4)-семянный. Листья и плоды некоторых видов рода, а также цветок одного из видов (*Z. paraensis*) представлены на рис. 3—5.

От других родов трибы *Lecointeeae Zollernia* достаточно четко отличается узкояйцевидными или асимметрично ланцетными бутонами и латеральной асимметрией цветка.

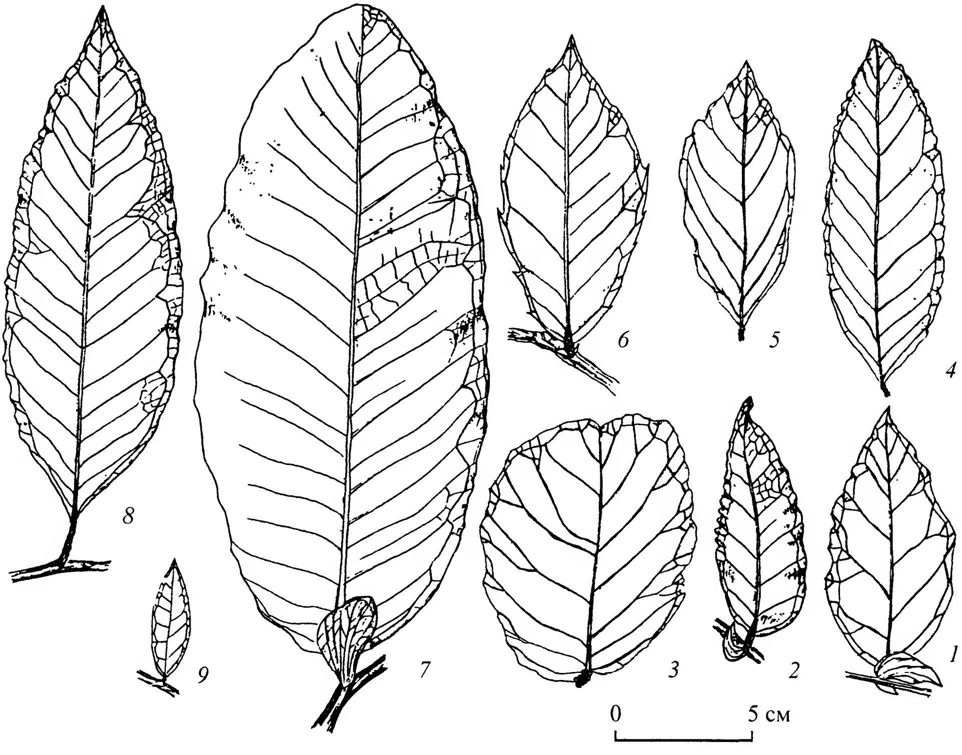


Рис. 3. Листья представителей рода *Zollernia*.

1 — *Z. splendens*, *2* — *Z. glabra*, *3* — *Z. kanukuensis*, *4* — *Z. paraensis*, *5* — *Z. modesta*, *6* — *Z. ilicifolia*, *7* — *Z. magnifica*, *8* — *Z.* sp. aff. *magnifica*, *9* — *Z. glaziovii*. Масштабная линейка — 5 см.

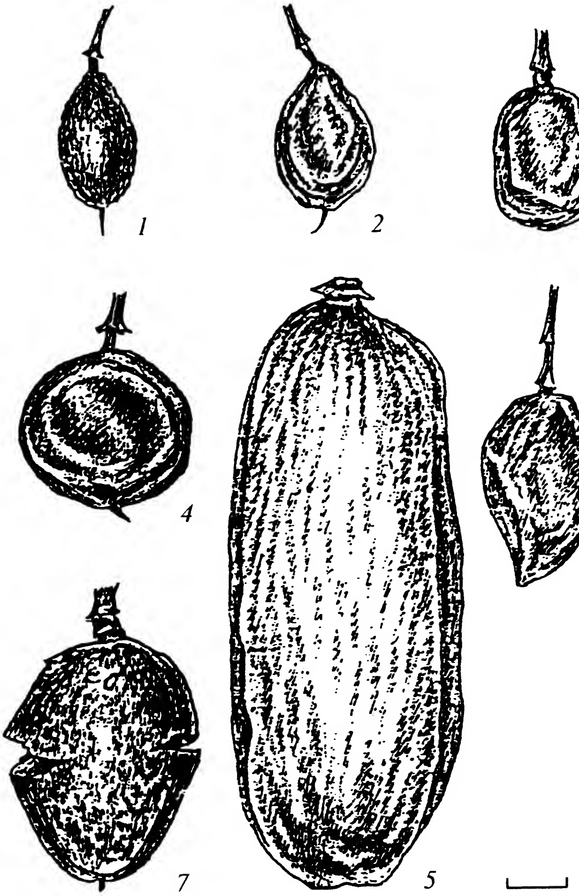


Рис. 4. Плоды представителей рода *Zollernia*.

1 — *Z. glabra*, *2* — *Z. ilicifolia*, *3* — *Z. paraensis*, *4* — *Z. kanukuensis*, *5* — *Z. magnifica*, *6* — *Z. modesta*, *7* — *Z.* sp. aff *magnifica*. Масштабная линейка — 1 см.

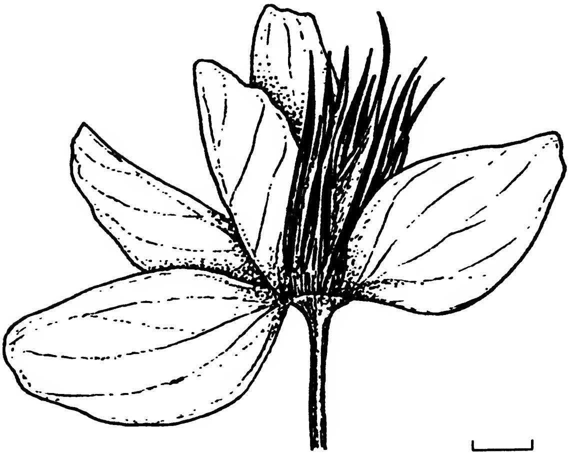


Рис. 5. Цветок *Zollernia paraensis*.

Масштабная линейка — 1 мм.

Изучая материалы по роду *Zollernia*, представленные Национальным гербарием США (Вашингтон) (US) и Ньюйоркским ботаническим садом (NY), мы обнаружили, что некоторые образцы относятся, по нашему мнению, к еще не описанным таксонам. В частности, один такой экземпляр был собран в штате Байа в 1971 г. В своей работе, посвященной представителям рода, распространенным на территории этого штата, A. M. Carvalho и R. Barneby (1993) не упоминают этот образец.

Zollernia krukoffii M. Gonczarov et Yakovl. sp. nov. — Цоллерния Крюкова

Arbor haud magna ad 5 m alta. Rami novelli sulcati, velutino-seti. Folia alterna, simplicia; stipulae triangulari-falcatae, 2—4 mm longae, 1—3 mm latae, petioli 3—5 mm longi. Laminae foliorum nitidae, compactae, coriaceae, utrinque glabrae, oblongae, ellipticae, oblongae-obovatae, 3—4 cm longae, 2—2.5 cm latae; basi orbiculares vel parum emarginatae, apice rotundato-acutatae, margine laxi serrato-aciculares. Inflorescentiae paniculatae; pedunculi velutini. Pedicelli 5—7 mm longi. Alabastra velutina, asymmetrice ambitu lanceolata, apice flexa, 5—8 mm longa, 2—3 mm lata. Calyx tempore florendi dirumpens et tortilis, intus pubescens. Corolla roseo-violacea (ad schedulam), vexillum late obovatum, glabrum, 8—9 mm longum, 6—8 mm latum. Stamina 10; filamenta 1—2 mm longa, antherae lineari-lanceolatae, nudae, acicutatae, 6—7 mm longae, 1—2 mm latae. Gynophorum 2 mm longum. Ovarium oblongo-lanceolatum, dense-tomentoso pubescens, 10—11 mm longum, 3—4 mm latum. Stylus glaber, brevis, rectus, 2 mm longus; stigma punctatum. Fructus ignotus est.

Typus: Brazil, Bahia-Ilheus, Palmira rod a Itaju do Colonia, 1904, T. S. S. [Talmon S. dos Santos], 28.08.1971 (holotypus — US).

Affinitas. Similis *Z. modesta*, *Z. glabra* et *Z. ilicifolia.* A *Z. modesta* altitudine minore ad 5 m (nec ad 20 m), foliis basi rotundata et margine serrato-aciculari (nec basi cuneata, margine integro) differt. A *Z. glabra* altitudine ad 5 m (nec «arbor alta» ad protologum), stipulis 2—4 mm longis et 1—3 mm latis (nec ad 2 cm longis et ad 8 mm latis), foliis serrato-acicularibus (nec integgerimis) et antheris glabris (nec pilosis) differt. A *Z. ilicifolia* foliis minoribus ad 4 cm longis et 2.5 cm latis, apice magis rotundato et margine minus dentato (nec acutis, ad 14 cm longis et 6 cm latis) differt.

Species in memoriam florae Brasiliae investigatoris el. B. A. Krukoff nominatur.

Небольшое дерево до 5 м выс. Молодые ветви бороздчатые, бархатисто-щетинистые. Листья очередные, простые, прилистники треугольно-серповидные, 2—4 мм дл., 1—3 мм шир., черешки 3—5 мм. Листовые пластинки блестящие, плотные, кожистые, голые с обеих сторон, продолговатые, эллиптические или продолговато-обратнояйцевидные, 3—5 см дл., 2—2.5 см шир.; при основании округлые или слегка выемчатые, на верхушке округло-заостренные, по краю редкопильчато-игольчатые. Соцветия метельчатые, цветоносы бархатистые. Цветоножки 5—7 мм дл. Бутоны бархатистые, асимметрично ланцетные в очертании, на верхушке изогнутые, 5—8 мм дл., 2—3 мм шир. Чашечка при цветении разрывающаяся и закручивающаяся, изнутри опушенная. Венчик розово-фиолетовый (согласно этикетке), флаг широко обратнояйцевидный, голый, 8—9 мм дл., 6—8 мм шир. Тычинок 10. Тычиночные нити 1—2 мм дл., пыльники линейно-ланцетные, голые, заостренные, 6—7 мм дл., 1—2 мм шир. Гинофор 2 мм дл. Завязь продолговато-ланцетная, густовойлочно опушенная, 10—11 мм дл., 3—4 мм шир. Столбик голый, короткий, прямой, 2 мм дл., рыльце точечное. Плод неизвестен (рис. 6).

Тип: Brazil, Bahia-Ilheus, Palmira rod a Itaju do Colonia, 1904, T. S. S. [Talmon S. dos Santos], 28.08.1971 (holotypus — US).

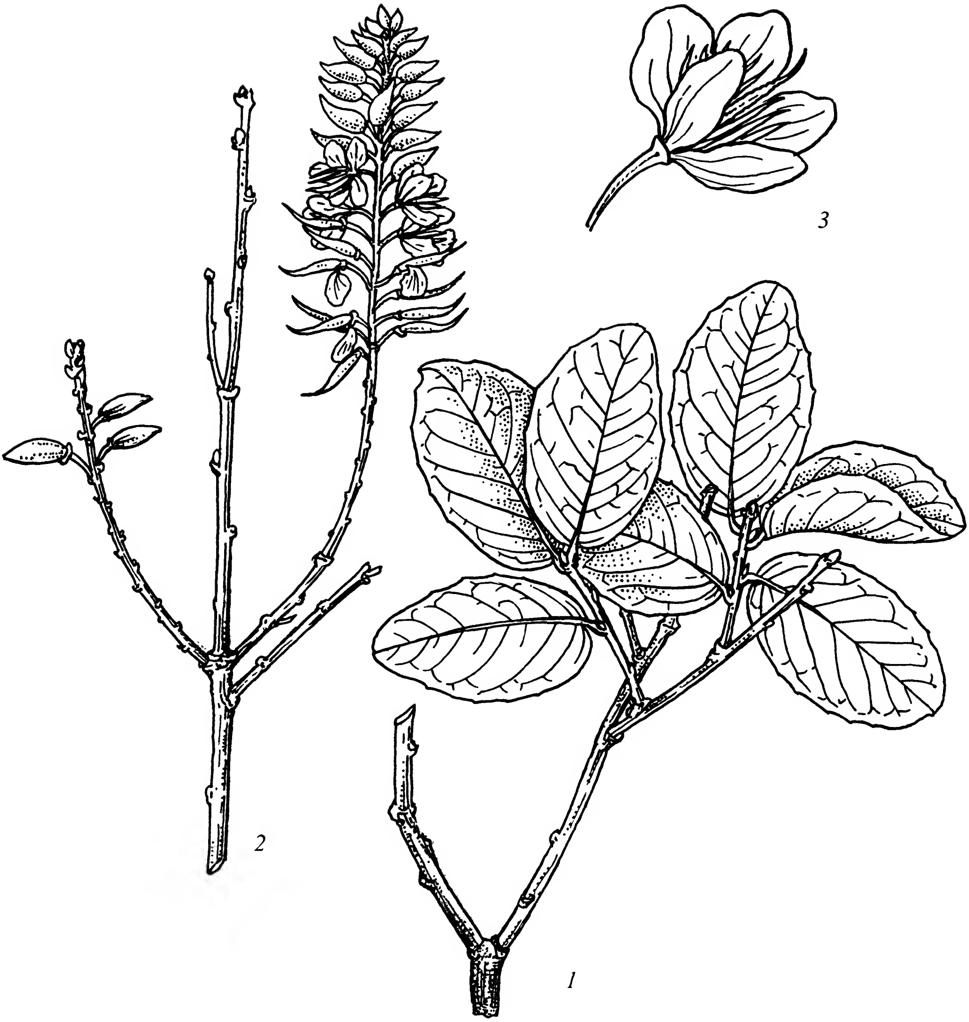


Рис. 6. Новый вид *Zollernia krukoffii* M. Gonczarov et Yakovl.
1 — вегетативный побег, *2* — генеративный побег, *3* — цветок.

Родство. Сходен с *Z. modesta* Carvalho et Barneby, *Z. glabra* (Spreng.) Yakovl. и *Z. ilicifolia* (Brongn.) Vog. От *Z. modesta* отличается меньшей высотой, до 5 м (а не до 20), и листьями с округлым основанием и пильчато-игольчатым краем (а не с клиновидным основанием и цельным краем). От *Z. glabra* отличается высотой до 5 м (а не «высокое дерево», по протологу), прилистниками 2—4 мм дл. и 1—3 мм шир. (а не до 2 см дл. и до 8 мм шир.) пильчато-игольчатыми листьями (а не цельнокрайными) и голыми (а не волосистыми) пыльниками; от *Z. ilicifolia* — более мелкими листьями до 4 см дл. и 2.5 см шир., с более округлой верхушкой и менее выраженными зубцами по краю (а не острыми, до 14 см дл. и 6 см шир.).

Распространение. Вид известен только из места сбора типового образца, произрастает во влажных приатлантических лесах.

Вид назван в память Dr. B. A. Krukoff (Бориса Александровича Крюкова (1898—1983)), выдающегося исследователя южноамериканской флоры.

При изучении гербарных образцов, полученных из Ньюйоркского ботанического сада и Национального Гербария США (Вашингтон), нами был обнаружен образец из штата Байа (Bahia, Mun. de Ilheus, km. 10 do Ramal a rod BR-415 (trecho Ilheus-Itabuna) Pov. de Japu, com entrada a 13 km de Ilheus, 317, L. A. Mattos Silva et J. L. Hage, 15.03.1979) (NY, US), сходный с описанной из этого же штата *Z. magnifica*, однако явственно отличающийся от нее более тонкими листьями, отсутствием прилистников (у *Z. magnifica* прилистники крупные, до 30 мм дл., плотные, кожистые, остающиеся при плодоношении), а также слегка яйцевидным, почти округлым плодом зеленовато-бурого цвета (у *Z. magnifica* плод продолговатый, темнозеленый, с сильно утолщенным деревянистым перикарпием). К сожалению, в нашем распоряжении имелся лишь плодоносящий образец *Zollernia*, поэтому мы не смогли сделать определенного вывода, принадлежит ли данный образец к еще не описанному ранее виду, и обозначили этот образец как *Z.*. sp. aff. *magnifica*. К этому же виду, вероятно, относится и образец: «Bahia, Mun. Prado, km 21 of road from Itamaraju to Prado, 472, J. A. Kallunki, J. R. Pirani, 1993» (US).

Мы также посчитали необходимым решить вопрос по поводу правомерности существования названия *Z. securidacifolia* Benth. Как было сказано выше, этот вид был поставлен Г. П. Яковлевым (1976) в синонимы к *Z. ilicifolia*. У некоторых образцов, определенных как *Z. securidacifolia* (в частности, Brazil, Parana, Mun. Antonina, Ponto do Pita, 17172, G. Hatschbach, 12.09.1967), практически отсутствует такой признак, как зубчатый край листа. Однако по совокупности остальных признаков эти образцы практически неотличимы от таковых, определенных как *Z. ilicifolia*. Также следует учесть достаточно широкий ареал и значительный полиморфизм *Z. ilicifolia*, отмечавшийся разными авторами. Таким образом, нам кажется нецелесообразным восстанавливать *Z. securidacifolia* даже в качестве разновидности.

Род *ZOLLERNIA* Nees, 1827, *Zollernia*, novum plantarum genus. Acta Acad. Caes. Carol.-Leop. Nat. Curios. 13.2 praef. pr. 13

Lectotypus: Cowan (1959): *Zollernia falcata* Nees (=*Z. glabra* (Spreng.) Yakovl.).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *ZOLLERNIA*

1. Листья длиннее 10 см (12—35 см), черешки длиннее 1.5 см; боб 5—15 см дл., продолговатый или продолговато-эллиптический 2

— Листья короче 10 см (4—10 см), черешки короче 1.5 см; боб 2—5 см дл., обычно округлый в очертании, редко продолговато-эллиптический 4

2. Листья 22—34 см дл., 7.5—12.5 см шир., прилистники плотные, кожистые, 3—3.5 см дл., яйцевидные, боб 8—15 см дл., 4—5 см шир., продолговатый . . . . 9. *Z. magnifica*

— Листья 12—25 см дл., 5—10 см шир., прилистники к моменту плодоношения опадающие; боб продолговато-эллиптический, 4—5 см дл., 2—2.5 см шир. 3

3. Листья 18—25 см дл., 8—10 см шир., с зубчатым краем. Растения Венесуэлы . . . 7. *Z. grandifolia*

— Листья 12—16 см дл., 5—8 см шир., край цельный, боб продолговато-эллиптический, 4—5 см дл., 2—2.5 см шир. Растения Бразилии (штат Байа) . . . . 13. *Z.* sp. aff. *magnifica*

4(1). Прилистники крупные, 1.5—4 см дл., от ланцетных до округлых, часто серповидно-изогнутые, листья яйцевидные, эллиптические или ланцетные; кустарники 5

— Прилистники 0.3—2 см дл. или они отсутствуют (рано опадающие), от шиловидных до продолговатых; листья продолговатые, узкоэллиптические, эллиптические, ланцетные или обратноланцетные; деревья (иногда крупные) 6

5. Прилистники округлые или серповидно изогнутые, листья 4—10 см дл., 1.5—7.5 см шир., продолговатые, эллиптические, яйцевидные; цветки в кистевидных соцветиях (сложная кисть) . . . . 1. *Z. splendens*

— Прилистники серповидно изогнутые, от ланцетных до линейных, листья 5.2—8 см дл., 2—3.2 см шир., ланцетные, иногда неравнобокие при основании; соцветия метельчатые . . . 2. *Z. glabra*

6(4). Прилистники 0.3—1 см дл., иногда опадающие, листья 2.3—5 см дл., ланцетные, узкоэллиптические, с заостренной верхушкой и цельным краем 7

— Прилистники 1—2.5 см дл., листья 5—15 см дл., яйцевидные, широкоэллиптические или почти округлые, край цельный или зубчатый 8

7. Прилистники шиловидные или ланцетные, позднее опадающие, 0.3—1 см; листья ланцетные, серповидные, заостренные . . . . 8. *Z. glaziovii*

— Прилистники треугольные, сохраняющиеся, листья обратнояйцевидные, с усеченной верхушкой . . . . 10. *Z. modesta*

8(6). Прилистники 0.5—1.5 мм дл., сохраняющиеся; пыльники волосистые 9

— Прилистники 0.3—1 мм дл., обычно опадающие; пыльники голые 10

9. Листья широкообратнояйцевидные или эллиптические, верхушка округлая или туповатая, основание округлое или округло-клиновидное . . . . 4. *Z. latifolia*

— Листья эллиптические, верхушка заостренная, основание клиновидное . . . . 11. *Z. cowanii*

10(8). Прилистники сохраняющиеся, листья продолговатые, эллиптические или ланцетные, с зубчатым краем. Растения юго-востока и востока Бразилии 11

— Прилистники опадающие, листья широкоэллиптические, яйцевидные или почти округлые, иногда при основании неравнобокие, с цельным краем. Растения района Амазонки и Гвианского плоскогорья 12

11. Прилистники 0.3—1 мм дл.; листья 6—14 см дл., 2.5—6 см шир., продолговатые, эллиптические или ланцетные, с пильчато-шиповатым или почти цельным краем . . . . 3. *Z. ilicifolia*

— Прилистники до 5 мм дл.; листья продолговатые, 3—5 см дл., 2—2.5 см шир., край зубчато-игольчатый . . . . 12. *Z. krukoffii*

12(10). Прилистники рано опадающие; листья обычно неравнобокие при основании, широкоэллиптические, яйцевидные или почти округлые, с округлой или выемчатой верхушкой; флаг широкоэллиптический или округлый, шире других лепестков; тычинок обычно 11. Растения Гвианского плоскогорья . . . . 6. *Z. kanukuensis*

— Прилистники остающиеся, листья эллиптические или продолговатые, равнобокие, с заостренной верхушкой; флаг приблизительно равен другим лепесткам по ширине, эллиптический или обратнояйцевидный; тычинок обычно 10. Растения бразильской Амазонии . . . . 5. *Z. paraensis*

1. *Z. splendens* Nees, 1827, Acta Acad. Caes. Carol.-Leop. Nat. Curios. 13.2 praef. pr. 15.

Typus: Habitat in sylvis prov. Rio de Janeiro (holotypus — BR, photo — NY!).

Изученные образцы (specimina examinata): Brasil: Espirito Santos: 3406724, Hatschbach, 2000 (US); Rio de Janeiro: 18205, Glaziou, 1891 (LE); 1593783, Ducke 1931 (US); 2871, Lima, 1987 (NY).

2. *Z. glabra* (Spreng.) Yakovl., 1976, Бот. журн., 64, 8 : 1308. — *Z. falcata* Nees, 1827, Acta Acad. Caes. Carol.-Leop. Nat. Curios. 13.2, 16. — *Z. discolor* Vog., 1837, Linnaea 11 : 166. — *Krameria glabra* Spreng, 1821, Neue Endt. Umf. Pflanzen 2 : 157. — *Z. mocytayaba* Fr. Allem. ex L. E. Mello, 1959, Bull. Mus. Nac. Rio de Janeiro, n. s. Bot. 22 : 4.

Typus: Brasilia, Sellow, n. s. (neotypus — LE!). Этот образец представляет собой неотип, выбранный Г. П. Яковлевым (1976).

Изученные образцы (specimina examinata): Rio de Janeiro: 1593783, Ducke, 1931 (LE); 5752, Hoehne, 1964 (NY); 2887 Pirani, 1993 (NY); 6827 Braga, 2001 (NY); Espirito Santo: 2966146, T. S. Santos, 1971 (US); 3381465, Hatschbach, 1998 (US); sine loco: Glaziou, 1881 (NY, LE); 4300 Schott (NY).

3. *Z. ilicifolia* (Brongn.) Vog., 1837, Linnaea 11 : 166. — *Coquebertia ilicifolia* Brongn. 1823, in Ann. Sci. Nat. (Paris) ser. 1, 30 : 111. — *Z. vogelii* Tul., 1844, Arch. Mus. Nat. Hist. 11 : 192. — *Z. houlettiana* Tul., 1844, Arch. Mus. Nat. Hist. 11 : 190. — *Z. securidacifolia* Benth., 1870, Mart. Fl. Brasil. 15, 2 : 11.

Typus: Sellow s. n. (holotypus — K, photo — NY!).

Изученные образцы (specimina examinata): Pernambuco: 00623595, Tscha, 1995 (NY); Bahia: 11197, Mori, 1978 (NY); San Paulo: 2877, Moseu, 1874 (US, LE); 159, De Grande, 1978 (NY); Rio de Janeiro: 12604, Glaziou, 1881 (US, LE); 14614, Glaziou, 1881 (US, LE); 2572463, Sucre, 1969 (US); Parana: 17172, Hatschbach, 1967 (NY); 19614, Hatschbach, 1968 (NY); 30555, Hatschbach, 1972 (NY); 1039, Souza, 1987 (NY); 53540, Hatschbach, 1989 (NY); Santa Catarina: 4552, Klein, 1949 (NY); 73402, Duarte, 1950 (NY); 6402, Reitz, 1950 (NY); 3684, Reitz, 1956 (NY); 9555, Sehnen, 1967 (NY).

4. *Z. latifolia* Benth., 1870, Mart. Fl. Brasil. 15, 2 : 9.

Typus: «In prov. Alagoas, prope Maceio», Gardner, 1408 (holotypus — K, photo — NY!).

Изученные образцы (specimina examinata): Bahia: 2966148, T. S. Santos, 1968 (US); 2966147, Pinheiro 1972 (US).

5. *Z. paraensis* Huber, 1910, Bol. Mus. Em. Goeldi 6 : 81. — *Z. ulei* Harms, 1915, Notizbl. Bot. Gard. Berlin-Dahlem 6 : 309.

Typus: Para, Piaeboi. [Inter Belem et Bragança], 26 X 1907, Rodrigues (holotypus — MG, isotypi — US — http://ravenel.si.edu//botany/types/jstaxa/Fabaceae!, photo — NY!).

Изученные образцы (specimina examinata): Brasil: Amazonas: 12831, Murca Pires, 1970 (NY); Para: 2572463, Maguire, 1963 (US, NY); 58935, Prance, 1969 (NY); 2917893, Cavalcante, 1978 (US, NY); 402, Maciel, 1979 (NY); 3067550, Sperling, 1982 (US); 1791, Balee, 1985 (NY); Maranhao: 1760, Froes, 1932 (LE); 2940575, Daly, 1980 (US, NY); D481, Daly, 1980 (NY); 2672, Balee, 1986 (NY); Amapa: 2400460, Egler, 1961 (US); French Guiana, 3094055, Oldeman, 1965 (US); 3134942, de Grainville, 1986 (US).

6. *Z. kanukuensis* Cowan, 1952, Brittonia 7, 5 : 400.

Typus: Br. Guiana, Kanuku Mts., Takutu River, III 1938, A. C. Smith, 3144 (holotypus — NY, isotypi — US — http://ravenel.si.edu//botany/types/jstaxa/Fabaceae!, LE!).

Изученные образцы (specimina examinata): Gayana: 1776892, Smith, 1938 (US, NY); 3435 Smith, 1938 (NY); 3065189, Jansen-Jakobs, 1985 (US, NY); 3070551, Jansen-Jakobs, 1985 (US, NY); 3329393, Jansen-Jakobs, 1992 (US, NY); Brasil: Roraima: 9493, Prance, 1969 (NY).

7. *Z. grandifolia* Schery, 1952, Fieldiana Bot. 28 : 270.

Typus: Williams, L. 11370, 4.03.1939 or 3.04.1939, Venezuela, Bolivar, Salto de Para, Medio Caura (holotypus — US — http://ravenel.si.edu//botany/types/jstaxa/Fabaceae!).

Изученный образец (specimen examinatum): Brasil: Roraima: 6246, Ratter, 1988 (NY).

8. *Z. glaziovii* Yakovl., 1976, Бот. журн., 64, 8 : 1309. — *Z. parvifolia* Taub. ex Glaziou, 1904, Bull. Herb. Genov. 5 : 464, nom. nud.

Typus: Alto Macache de Nova Friburgo, Rio de Janeiro, 1891—1892, Glaziou, 19054 (holotypus — LE!).

Изученный образец (speciminen examinatum): Rio de Janeiro: 157819, Flores, 1927 (NY).

9. *Z. magnifica* Carvalho et Barneby, 1993, Brittonia, 45 : 310.

Typus: Brasil, Bahia: Itacare na estrado Ubaitobe-Itacare, a 4 km do loteamento do Maranbaio, 20.11.1981, Andre Amorim, Sergio SantAnna, Talmon S. Santos, E. B. Dos Santos et H. S. Brito (holotypus — CEPEC, isotypi — K, MBM, NY, US — http://ravenel.si.edu//botany/types/jstaxa/Fabaceae!).

Изученные образцы (specimina examinata): Bahia: 8058, Thomas, 1991 (NY); 8052, Thomas, 1991 (NY); 8056, Thomas, 1991 (NY); 891, Amorim, 1992 (NY); 4116, Carvalho, 1993 (NY).

10. *Z. modesta* Carvalho et Barneby, 1993, Brittonia 45 : 311.

Typus: Brasil, Bahia: Porto-Seguro, km 9 da Rod, P. Seguro/Eunapolis, 8 II 1972, Antonio Euponino (holotypus — CEPEC, isotypi — K, US — http://ravenel.si.edu/botany/types/jstaxa/Fabaceae!).

Изученные образцы (specimina examinata): Bahia: 14027, Mori, 1981 (NY); 10152, Thomas, 1993 (NY, LE); 293, Jardim, 1993 (NY, LE); 3330504, Thomas, 1996 (US, NY); 11784, Thomas, 1998 (NY).

11. *Z. cowanii* Manzano, 1999, Brittonia 52 : 39.

Typus: BRAZIL: Minas Gerais: Municipio de Jovanesia 3 nov. 1993, E. Tomeirão Neto & G. S. França, 906 (holotypus — BHCB) (non vidi).

12. *Zollernia krukoffii* M. Gonczarov et Yakovl., sp. nova.

Typus: Brazil, Bahia-Ilheus, Palmira rod a Itaju do Colonia, 1904, T. S. S. [Talmon S. dos Santos], 28.08.1971 (holotypus — US).

13. *Zollernia* sp. aff. *magnifica*.

Изученные образцы (specimina examinata): Bahia, 317, Mattos Silva, 1979 (US, NY); 472, Kallunki, Pirani, 1993 (US).

Благодарности

Авторы благодарят администрацию Национального гербария США (Вашингтон) (US) и Гербария Ньюйоркского ботанического сада (NY) за материалы, предоставленные для работы; вед. н. с. Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН Т. В. Егорову за ценные советы и консультации; Н. Н. Надель и Н. Л. Шевкун за помощь при переводе диагнозов и определителя видов; О. В. Зайцеву и М. Н. Повыдыш за иллюстрации, представленные в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Яковлев Г. П. Обзор родов *Zollernia* Nees и Lecointea Scherry // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 9. С. 1304—1309.

Яковлев Г. П. Бобовые земного шара. Л., 1991. 139 с.

Bentham G. In Bentham and J. D. Hooker Genera Plantarum. London, 1865. Vol. 1.

Candolle A. P. de. Prodromus Systematic Naturalis. Paris, 1825. Vol. 2.

Carvalho A. M., Barneby R. C. The genus *Zollernia* in Bahia // Brittonia. 1993. Vol. 45. N 3. P. 208—212.

Corner E. J. The Leguminous Seed // Phytomorphology. 1951. Vol. 1. P. 117—150.

Cowan R. S. Plant exploration in British Guyana // Brittonia. 1952. Vol. 7. N 5. P. 389—414.

Cowan R. S. Legumes of Western Hemisphera. New York, 1959.

Cowan R. S. Swartzia / Flora Neotropica. Vol. 1. New York; London, 1968. 228 p.

Cowan R. S. Swartzieae // Advances in Legume Systematics / Ed. Polhill, Raven. 1981. Vol. 1. P. 209—212.

Herendeen P. S. Phylogenetic relationships of the *Swartzieae* // Advances in Legume Systematics / Ed. Crisp. Doyle. 1995. Vol. 7. P. 123—133.

Huber P. Novitates Florae amazonicae // Bull. Mus. Em. Goeldi. 1910. Vol. 6. P. 81.

Hutchinson J. The Genera of Flowering Plants. Vol. 1. Oxford, 1964. 495 p.

Ireland H., Pennington R., Preston J. Molecular systematics of the *Swartzia* // Advances in Legume Systematics / Ed. Herendeen, Bruneau. 1999. Vol. 9. P. 217—233.

Lewis G. P. Legumes of Bahia. Oxford, 1989. 750 p.

Martius F. K. Flora brasiliensis... Leipzig, 1870—1876. Vol. 15. Pt 2. P. 9—15.

Nees ab Esenbeck C. G. Zollernia, novum plantarum genus // Acad. Caes. Leop.-Carol. Nat. Curios. 1827. 13.2 praef. P. 15—18.

Polhill R. M. Papilionoideae // Advances in Legume Systematics. Ed. Polhill, Raven. 1981. Vol. 1. P. 207.

Polhill R. M. Classification of the *Leguminosae* / Phytochemical Dictionary of the *Leguminosae* (Bisby, Buckingham, Adams, Harbourn (eds)), 1994. Vol. 1.

Taubert P. In: A. Engler and K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Vol. III. 3, p. 184—384, 1892—4.

Tucker S. Floral ontogeny in *Swartzia*: distribution and role of ring meristem // Am. J. Botany. 2003. Vol. 90. N 9. P. 1271—1292.

SUMMARY

From the poliphyletic tribe *Swartzieae* DC. (s. l.) new tribe *Lecointeeae* M. Gonczarov et Yakovl., consisting of genera *Lecointea*, *Exostyles*, *Harleyodendron*, *Zollernia* and *Holocalyx*, was isolated. Taxonomic survey of the genus *Zollernia* was carried out. The new species *Z. krukoffii* M. Gonczarov et Yakovl. from Brazil (state Bahia) was described.

УДК 582.675(234.9) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 6

© А. Н. Луферов

КОНСПЕКТ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ РОДА *CONSOLIDA* (*RANUNCULACEAE*)

A. N. LUFEROV. A SYNOPSIS OF CAUCASIAN SPECIES OF *CONSOLIDA* (*RANUNCULACEAE*)

Московская медицинская академия им. И. М. Сеченова, кафедра ботаники
105043 Москва, ул. 4-я Парковая, 31/8
Тел. (095) 367-17-36
E-mail: luferovc@mail.ru
Поступила 07.06.2004
Окончательный вариант получен 24.12.2004

Приведен конспект кавказских представителей рода *Consolida* (8 видов), содержащий ключ для видовой диагностики, синонимику таксонов, данные о типах, географическом распространении, экологии и внутривидовой изменчивости. Предложена новая номенклатурная комбинация в ранге разновидности *C. regalis* S. F. Gray var. *mollis* (Lipsky ex N. Busch) Luferov.

Ключевые слова: *Ranunculaceae*, *Consolida*, таксономия, хорология, Кавказ.

В связи с подготовкой издания «Конспект флоры Кавказа» нами было проведено исследование, цель которого состояла в таксономической ревизии кавказских представителей рода консолида (сокирки) — *Consolida* (DC.) S. F. Gray. Задачи работы сводились к изучению структурных признаков вегетативных и генеративных органов, анализу их изменчивости и, на основе полученных данных, составлению ключа для определения видов, а также уточнению сведений об их географическом распространении и эколого-фитоценотической приуроченности.

При сравнительном морфологическом анализе особое внимание обращалось на структуру листьев (размеры, форма, степень расчлененности, характер опушения листовых пластинок, ширина их конечных сегментов), цветка (форма, величина, окраска, густота опушения чашелистиков; очертание и размеры лепестка-нектарника, его лопастей; соотношение длины шпорца и чашелистиков), плода (размер и форма листовок, характер их поверхности, длина стилодиев, наличие опушения) и ряд других морфологических особенностей. Многие из этих признаков отмечались в ряде работ (Boissier, 1867; Huth, 1895; Буш, 1902, 1919; Schrödinger, 1909; Soó, 1922; Невский, 1937; Davis, 1965; Munz, 1967a, b, и др.). Детальные биосистематические исследования, основанные на изучении морфологических и анатомических особенностей строения вегетативных и генеративных органов, а также морфологии хромосом видов *Consolida*, были выполнены В. И. Трифоновой (1973, 1974а, б, 1977, 1984; Trifonova, 1990). Впервые для обоснования систематического положения и видовой диагностики ею были предложены особенности анатомии черешков (очертания их поперечных срезов, число проводящих пучков, степень развития и характер расположения механических тканей, наличие или отсутствие воздухоносной полости и т. д.), а также семенной кожуры (число слоев клеток, форма и размеры последних, толщина кутикулы эпидермальных клеток наружного интегумента, локализация утолщений клеточных оболочек и др.), структурная дифференциация хромосом и их суммарная длина (Трифонова, 1974б, 1977, 1984). Было показано, что совокупность вышеуказанных признаков подтверждает правильность отнесения кавказских видов рода *Consolida* к 3 четко обособленным секциям: *Consolida*, *Macrocarpae* и *Brevipedunculatae*. Обосновано также родство *C. divaricata* (Трифонова, 1973) и *C. glandulosa* (Трифонова, 1974а) с видами секции *Consolida*.

Некоторые признаки, несмотря на их значительную изменчивость, использованы нами как дополнительные: например, высота цветоносных побегов, степень их ветвления, а также густота расположения цветков. Так, у близких видов *C. regalis* и *C. paniculata* эти особенности имеют количественные различия; последний вид обычно хорошо отличается более крупными, сильно разветвленными стеблями и соцветиями. Для сравнения в диагностическом ключе нами были приведены также величина и характер ветвления цветоносных побегов и других видов. Такие признаки, как размер, форма, степень расчленения листовых пластинок, длина черешка, густота опушения стеблей и листьев, количественное соотношение волосков разных типов (простые одноклеточные и железистые, вздутые при основании) и их ориентация в пространстве (прижатые или отстоящие от стебля) оказались очень вариабельными. Величина цветоносных побегов и вышеприведенные морфологические особенности листьев в значительной степени определяются, по-видимому, условиями обитания. На это обратил внимание В. П. Малеев (1947), сравнивая побеги *C. regalis* и *C. paniculata* (у автора эти виды названы соответственно *Delphinium consolida* L. и *D. paniculatum* Host). Последний вид характеризуется как более ксероморфный, отличающийся обычно относительно короткими и узкими сегментами листьев, однако некоторые экземпляры, «по-видимому, выросшие в условиях большей влажности или затенения» (с. 181), приобретают более мезоморфные черты строения: сегменты становятся немного длиннее и шире, что характерно для *C. regalis*. В то же время, как отмечает Малеев, особи, собранные рядом с ними, но испытывающие недостаток влаги, становятся похожими на типичный *C. paniculata*. По нашим наблюдениям, растения этих видов, выросшие в одинаковых условиях Ботанического сада Московской медицинской академии им. И. М. Сеченова, по среднестатистическим показателям размеров листовых сегментов отличаются слабо. Например, у *C. regalis* они (5) 10—40 (55) мм дл., 0.5—2 (2.5) мм шир., у *C. paniculata* — (3) 10—30 (45) мм дл., 0.4—1.5 (1.8) мм шир. Таким образом, указанные различия имеют перекрывающиеся значения и поэтому не всегда позволяют с уверенностью определять эти виды.

Нами была проведена оценка изменчивости отдельных признаков представителей рода *Consolida* в разных частях ареала в зависимости от условий местообитаний и фенологической фазы, что позволило определить таксономическую значимость каждого из них. Карты ареалов видов на территории Кавказа подготовлены точечным методом. Указания на их распространение даны с использованием схемы районирования этого региона, разработанной А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким (Меницкий, 1991). Названия типов ареалов приведены в соответствии с методическими рекомендациями Н. Н. Портениера (2000а, б). Ранее карты распространения кавказских видов консолида были опубликованы А. А. Гроссгеймом (1950), позднее они были дополнены В. И. Трифоновой (1973). Отдельные местонахождения *C. regalis*, *C. paniculata*, *C. orientalis* были указаны для территории Северного Кавказа H. Meusel, E. Jager, E. Weinert (1965), а также в издании «Atlas Florae Europaeae…» (1989). Со времени публикации этих работ появились новые данные о распространении видов, уточнена видовая принадлежность некоторых образцов, что нашло отражение в нашей работе.

Consolida (DC.) S. F. Gray

1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2 : 711. — *Delphinium* L. sect. *Consolida* DC., 1817

Reg. Veg. Syst. Nat. 1 : 341; id., 1824, Prodr. 1 : 51

Lectotypus (Green, 1929 : 162): *Delphinium consolida* L.
(*Consolida regalis* S. F. Gray)

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Цветоножки значительно короче цветков и плодов 2

— Цветоножки почти равны или длиннее цветков и плодов 3

2. Цветоносные побеги 10—20 см выс., с оттопыренными боковыми ветвями, реже простые. Цветоножки в 1.5—2 раза короче цветков и плодов. Цветки бледно-фиолетовые или розовато-фиолетовые. Верхние боковые чашелистики 7.5—11 мм дл., 3—4 мм шир. Шпорец 12—16 (20) мм дл. Пластинка нектарника 13—16 мм шир. Листовки сглаженно-морщинистые, 7—13 мм дл. Стилодий 3.5—4 мм дл. . . . . 8. *C. persica*

— Цветоносные побеги 10—30 см выс., простые или ветвистые при основании. Цветоножки более чем в 3 раза короче цветков и плодов; нередко цветки почти сидячие. Цветки серо-голубые, бледно-розовые или беловатые. Верхние боковые чашелистики 10—13 мм дл., (3.5) 4—4.5 мм шир. Шпорец 18—20 мм дл. Пластинка нектарника 8—11 мм шир. Листовки явственно морщинистые, 17—22 мм дл. Стилодий 2.5—3 (3.3) мм дл. . . . . 7. *C. rugulosa*

3. Цветоножки (все или только нижние) в 2 и более раз длиннее цветков и плодов. Средняя лопасть лепестка-нектарника 2.5—6 мм дл. Листовки продолговато-яйцевидные, слегка сжатые с боков, 8—15 мм дл. 4

— Цветоножки равны цветкам и плодам или немного превышают их. Средняя лопасть лепестка-нектарника 7—10 мм дл. Листовки цилиндрические, внизу более толстые, в верхней части плавно суживающиеся, 12—27 мм дл. 7

4. Листовки густо опушенные простыми и железистыми волосками 5

— Листовки голые 6

5. Цветоносные побеги (15) 20—50 (60) см выс., со слабо отклоненными боковыми ветвями, расположенными обычно в его верхней трети, реже простые, опушенные более или менее прижатыми простыми и железистыми, пузыревидно расширенными при основании, волосками. Цветки фиолетовые. Верхние боковые чашелистики 7.5—9 (11.5) мм дл., 3—4 (5.5) мм шир. Шпорец 15—18 мм дл. Лепесток-нектарник 9—11 мм дл.; его средняя лопасть 2.5—3.5 мм дл. Листовки (5) 7—8 (11) мм дл. Стилодий (3.5) 4—4.5 мм дл. . . . . 4. *C. glandulosa*

— Цветоносные побеги 30—60 (80) см выс., оттопыренно ветвистые почти по всей длине или в верхней половине, с прижатыми простыми волосками. Цветки сине-фиолетовые. Верхние боковые чашелистики более крупные, (10) 11—13 (15) мм дл., 4.5—6 мм шир. Шпорец (17) 20—25 (28) мм дл. Лепесток-нектарник 12—14 мм дл.; его средняя лопасть 4—6 мм дл. Листовки 8—13 мм дл. Стилодий около 3 мм дл. . . . . 3. *C. divaricata*.

6. Цветоносные побеги 15—50 (70) см. выс., более или менее ветвистые или простые. Цветки синие или фиолетово-синие. Верхние боковые чашелистики (10) 12—16 мм дл., 4—6 мм шир. Листовки (11) 12—15 мм дл., превышающие в 3—4 (4.5) раза свою ширину. Стилодий 1—1.5 (2) мм дл. . . . . 1. *C. regalis*

— Цветоносные побеги обычно крупнее, (30) 50—100 (120) см выс., сильно ветвистые. Цветки сине-фиолетовые или фиолетовые. Верхние боковые чашелистики 7—10 (13) мм дл., 3—4.5 мм шир. Листовки 7—9 (10) мм дл., в 2—2.5 (3.5) раза длиннее своей ширины. Стилодий 1.5—2.5 мм дл. . . . . 2. *C. paniculata*

7. Цветоносные побеги 20—60 (100) см выс., обычно раскидисто-ветвистые. Кисть рыхлая, с 3—6 (10) цветками. Прицветнички обычно ниже середины цветоножки. Цветки синие, реже розовые и голубые, иногда белые. Верхние боковые чашелистики ланцентно-яйцевидные, плавно суженные в короткий ноготок 1.5—2.6 мм дл. Шпорец 13—18 мм дл., при основании 2—2.5 мм шир. Листовки (13) 15—20 мм дл., со слегка утолщенными краями шва, постепенно переходящие в стилодий 2.5—3 мм дл. 5. *C. ajacis*

— Цветоносные побеги (8) 15—50 (120) см выс., с более или менее прижатыми боковыми ответвлениями. Кисть обычно густая, с 7—20 цветками, иногда рыхлая, 3—8-цветковая. Прицветнички обычно выше середины цветоножки, нередко под цветком. Цветки пурпурно-фиолетовые, реже фиолетовые, сиреневые или иной окраски. Верхние боковые чашелистики широкояйцевидные или почти округлые, резко суженные в ноготок (4) 6—8 (10) мм дл. Шпорец 8—12 мм дл., при основании 1.5—1.8 мм шир. Листовки (12) 15—27 мм дл., с сильно утолщенными краями шва, на верхушке внезапно переходящие в короткий стилодий 1—1.7 мм дл. . . . . 6. *C. orientalis*

Sect. 1. *Consolida* — *Delphinium* L. sect. *Consolida* DC. trib. *Propria* Huth, 1895, Bot. Jahrb. 20 : 338, 383, nom. inval. — *D.* subgen. *Consolida* (DC.) Peterm. sect. *Propria* Huth ex N. Busch, 1902, Fl. Cauc. Crit. 3, 3 : 43.

Цветоножки в 2 раза и более длиннее цветков и плодов. Шпорец прямой, (10) 14—20 (25) мм дл., более длинный, чем чашелистики. Листовки продолговато-обратнояйцевидные, немного сжатые с боков, 7—15 мм дл.

Typus: generis lectotypus.

1. *C. regalis* S. F. Gray, 1821, Nat Arr. Brit. Pl. 2 : 711; Chater, 1993, in Fl. Europ., ed. 2, 1 : 262, quoad subsp. *regalis*. — *Delphinium consolida* L., 1753, Sp. Pl. 1 : 530; Невский, 1937, во Фл. СССР, 7 : 102, табл. 8, рис. 6. — *D. segetum* Lam., 1778, Fl. Fr. 3 : 325. — *Consolida arvensis* Opiz, 1852, Sezn.: 32.

Описан из Европы: «in agris Europae restibilibus» (Linnaeus, 1753 : 531).

Lectotypus (Jonsell, Jarvis, 1994: 161): «Herb. Linn.: 694.1» (LINN, photo LE!).

ЗП; ВП; ЗК: Адаг-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд.; Т. (рис. 1, *1*).

Атл. (заносное), Сев. (заносное), Центр., Южн., Юго-Вост. и Вост. (заносное, за исключением южных районов) Европа; Сев. (заносное), Юго-Зап. (Турция, Сирия, Ирак, Иран), Ср. (заносное), Южн. (заносное) Азия; Сев. Африка (заносное), Сев. Америка (заносное).

Тип ареала: европейско-средиземноморский.

На Кавказе этот вид представлен двумя разновидностями.

1 а. *C. regalis* var. *regalis*.

Цветоносные побеги слегка опушенные прижатыми или оттопыренными короткими белыми волосками, реже голые. Боковые стебли тонкие, 1—2 мм в диам. Сегменты листьев обычно очень узкие, 1—1.5 мм шир.

Встречается по всему ареалу вида.

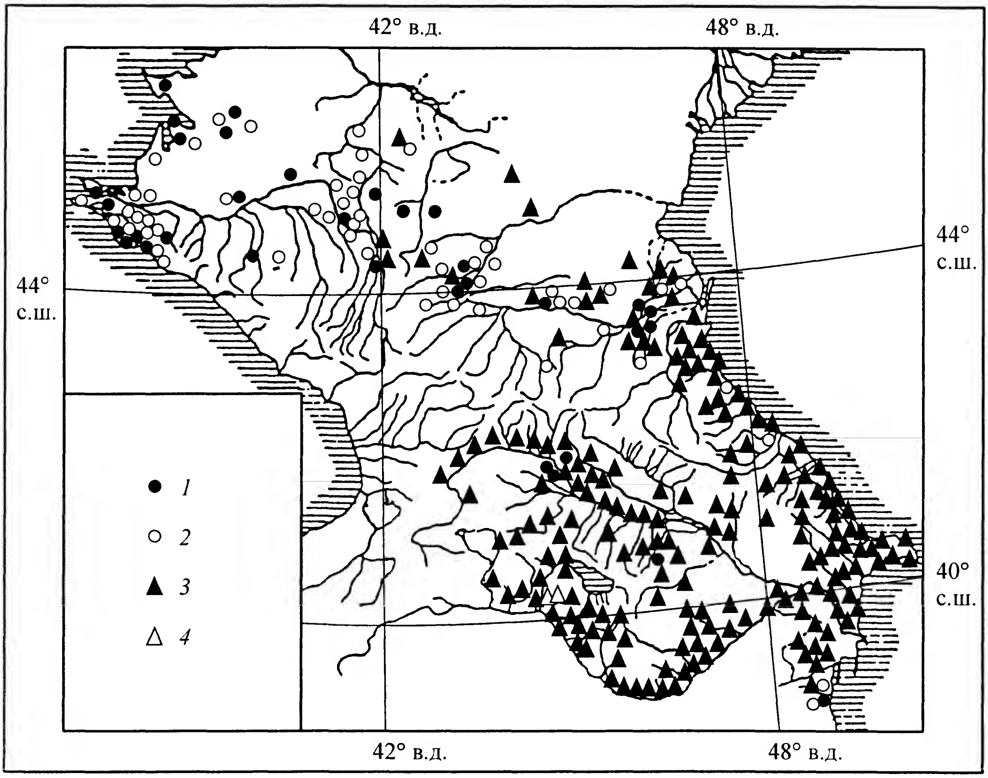


Рис. 1. Распространение на Кавказе *Consolida regalis* (*1*), *C. paniculata* (*2*), *C. divaricata* (*3*) и *C. glandulosa* (*4*).

В посевах сельскохозяйственных культур, на полях, огородах, в садах, на пустырях, около дорог, а также в степях, выходах известняка, преимущественно на равнинах, в предгорьях, иногда до среднего пояса гор.

Относительно происхождения *C. regalis* в кавказском регионе известны 2 взаимоисключающие точки зрения. Так, Н. А. Буш (1902 : 45) отмечал, что этот вид «не свойствен Крыму и Кавказу, а занесен туда с семенами хлебных растений». М. Г. Попов (1949 : 183), напротив, считал, что данное растение, «по-видимому, происходит из армяно-курдистанского горного центра, откуда распространилось по Европе с хлебными злаками». Для решения вопроса о правомерности того или иного мнения, на наш взгляд, достаточно вспомнить, что *C. regalis* на Кавказе является типичным представителем сегетальной и рудеральной растительности: его местонахождения довольно редки, спорадически рассеяны по всему региону и приурочены обычно к агроценозам, обочинам дорог и другим нарушенным сообществам. Поэтому мнение Буша можно считать более обоснованным.

Среди образцов, относящихся к типовой разновидности, иногда встречаются растения с бледно-голубыми и почти белыми чашелистиками. Такая окраска изредка отмечается в разных частях ареала этого вида без определенной географической приуроченности растений, поэтому придавать белоцветковым формам, имеющим нередко разнообразную гамму оттенков (голубых, бледно-сиреневых, кремовых, розоватых), какой-либо таксономический ранг, видимо, нет достаточных оснований.

1 b. **C. regalis S. F. Gray var. mollis (Lipsky ex N. Busch) Luferov comb. et stat. nov.** — *Delphinium consolida* L. f. *mollis* Lipsky ex N. Busch, 1902, Fl. Cauc. Crit. 3, 3 : 44. — *Consolida arvensis* Opiz var. *mollis* (N. Busch) Grossh., 1930. Фл. Кавк. 2 : 101.

Описан с Кавказа.

Lectotypus (Luferov, hic designatus): «Черномор. окр. Новороссийск, В. Липский, 7 VII 1892» (LE!).

Цветоносные побеги густо покрыты белыми короткими полуприжатыми волосками. Боковые стебли обычно толще, чем у типовой разновидности, (1.5) 2—2.5 мм в диам. Сегменты листьев более широкие, (1.5) 2—2.5 мм шир.

Приводимая разновидность известна только по типовым образцам.

ССЗ: Анап.-Гел.

2. *C. paniculata* (Host) Schur, 1853, Verh. Siebenb. Nat. Ver. Naturw. 4 : 47. — *Delphinium paniculatum* Host, 1831, Fl. Austr. 2 : 65; Невский, 1937, во Фл. СССР, 7 : 103, табл. 8, рис. 7. — *D. consolida* L. var. *micranthum* Boiss. 1867, Fl. Orient. 1 : 78. — *D. consolida* subsp. *panuiculatum* (Host) N. Busch, 1902, Fl. Cauc. Crit. 3, 3 : 44. — *Consolida regalis* S. F. Gray subsp. *paniculata* (Host) Soó, 1922, Österr. Bot. Zeitschr. 71 : 243; Chater, 1993, in Fl. Europ., ed. 2, 1 : 262.

Описан из Юго-Восточной Европы (Сербия и Черногория): «In Dalmatia circa Cattaro. Tomasini». (Host, 1831 : 65).

ЗП; ВП; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.; ССЗ: Анап.-Гел.; Т. (рис. 1, *2*).

Центр. (заносное), Южн., Юго-Вост., Вост. (заносное) Европа; Юго-Зап. (Турция, Сирия, Ирак, Иран) Азия.

Тип ареала: восточно-субсредиземноморский.

На остепненных лугах и в степных сообществах, на каменистых обнажениях, в полях, около дорог, от равнин до среднего горного пояса.

3. *C. divaricata* (Ledeb.) Schröd., 1909, Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 4, 5 : 62. — *Delphinium divaricatum* Ledeb. 1831, in Eichw., Pl. Nov. Casp.-Cauc. 2 : 16; Невский, 1937, во Фл. СССР, 7 : 104, табл. 8, рис. 5. — *D. consolida* L. subsp. *divaricatum* (Ledeb.) A. Nyárády, 1953, in Săvulescu, Fl. Rep. Popul. Române, 2 : 452; Hossain et P. H. Davis, 1958, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 22, 4 : 424. — *Consolida regalis* S. F. Gray subsp. *divaricata* (Ledeb.) Munz, 1967, Journ. Arn. Arb. 48, 2 : 179. — *C. regalis* subsp. *paniculata* (Host) Soó, var. *divaricata* (Ledeb.) P. H. Davis, 1965, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 26, 2 : 174.

Описан из Восточной Европы (низовья Волги).

Typus: «Astrachan, Eichwald» (LE!).

ЗП: З. Ставр.; ВП; ЦК; ВК; ЗЗ: Рион.-Квир., Адж.; ЦК; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. (рис. 1, *3*).

Юго-Вост., Южн., Юго-Вост. (Балканский п-ов, заносное), Вост. Европа; Юго-Зап. (Турция, Сирия, Ливан, Ирак, Иран), Ср. (Казахстан и Узбекистан, заносное) Азия.

Тип ареала: переднеазиатский.

На Кавказе произрастают 2 разновидности.

3 a. *C. divaricata* var. *divaricata*.

Цветоножки 1.5—3 (4) см дл., 1.5—2 мм шир.

Встречается по всему ареалу вида.

В степях, на каменистых обнажениях, известняках, песках, в посевах на полях. вблизи дорог, на равнинах и до среднего пояса гор.

3 b. *C. divaricata* var. *gracillima* (N. Busch) Grossh., 1950, Фл. Кавк. 4 : 22. — *Delphinium consolida* L. f. *gracillima* N. Busch, 1902, Fl. Cauc. Crit. 3, 3 : 44. — *Consolida arvensis* Opiz var. *gracillima* (N. Busch) Grossh., 1930, Фл. Кавк. 2 : 101.

Описан с Кавказа (Центральное Закавказье).

Lectotypus (Luferov, hic designatus): «Iberia WS, Caucasus, Wilhelms» (LE!).

Цветоножки обычно более длинные и тонкие: (2.5) 3—6 см дл., около 1 мм шир.

Эта разновидность представлена только типовыми образцами.

4. *C. glandulosa* (Boiss. et Huet) Bornm., 1936, Feddes Repert. Beih. 89 : 13; Трифонова, 1974, Бот. журн. 59, 3 : 394. — *Delphinium glandulosum* Boiss. et Huet, 1856, in Boiss., Diagn. 2, 5 : 11.

Описан из Турции (бывш. Турецкая Армения).

Lectotypus (Davis, 1965 : 128): «in cultis Maimansour Armeniae non procul ab Erzeroum, 1853, Huet» (K, isolectotypus — LE!). P. A. Munz (1967 b : 182) приводит другую запись местонахождения типа: «Fields near Maimasour between Baibout and Erzerum, Turkish Armenia, at 6000 ft., Aug., 1853, Huet de Pavillon» (G) и изотипов (BM, K, MO, P, UC).

ЮЗ: Ерев. (рис. 1, *4*).

Юго-Зап. (Турция: Центральная и Восточная Анатолия) Азия.

Тип ареала: армено-центральноанатолийский.

На полях в посевах сельскохозяйственных культур; в Закавказье изредка: собрано в Армении около селений Вохчаберд и Шарахпюр. В Турции, где располагается основная часть ареала этого вида, встречается на высоте 800—1600 м над ур. м. на каменистых обнажениях, известняках, мергелях, реже как сорное по окраинам полей и железнодорожным насыпям (Трифонова, 1974а).

Образцы из Турции отличаются более крупными цветками (верхние боковые чашелистики 8—11.5 мм дл., 4—6.5 мм шир., шпорец 18—27 мм дл.) и листовками (6—11 мм дл.), что, по мнению В. И. Трифоновой (1974а), находится в рамках изменчивости этого вида.

Sect. 2. *Macrocarpae* (Huth ex N. Busch) Kem.-Nath., 1966, Раналиевые Кавк.: 130. — *Delphinium* L. subgen. *Consolida* (DC.) Peterm. sect. *Macrocarpa* Huth ex N. Busch, 1902, Fl. Cauc. Crit. 3, 3 : 41. — *D.* trib. *Macrocarpa* Huth, 1895, Bot. Jahrb. 20 : 338, 374, nom. inval. — *Consolida* sect. *Consolida* subsect. *Macrocarpae* (Huth ex N. Busch) Tamura, 1992, Acta Phytotax. Geobot. 43, 2 : 141.

Цветоножки равны цветкам и плодам или немного превышают их. Шпорец прямой, 8—18 мм дл., немного длиннее или короче чашелистиков. Листовки почти цилиндрические, немного утолщенные внизу, а в верхней части слегка суженные, (12) 15—28 мм дл.

Typus: *Delphinium orientale* J. Gay (*Consolida orientalis* (J. Gay) Schröd.).

5. *C. ajacis* (L.) Schur, 1853, Verh. Siebenb. Nat. Ver. Naturw. 4 : 47; Chater, 1993, in Fl. Europ., ed. 2, 1 : 261. — *Delphinium ajacis* L. 1753, Sp. Pl.: 531; Невский, 1937, во Фл. СССР, 7 : 104. — *D. ambiguum* L. 1763, Sp. Pl., ed. 2 : 749. — *Consolida ambigua* (L.) P. W. Ball et Heywood, 1962, Feddes Repert. 66 : 151; Chater, 1964, in Fl. Europ. 1 : 217.

Описан по культивируемым образцам, происхождение которых неизвестно (Невский, 1937).

Lectotypus (Molero, Blanché, 1984 : 217): «Herb. Burser, VII: 83» (UPS).

ЦК: В. Кум.; ВК: Ман.-Самур.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Ширв.; ЮЗ: Ерев., Нах.; Т. (рис. 2, *1*).

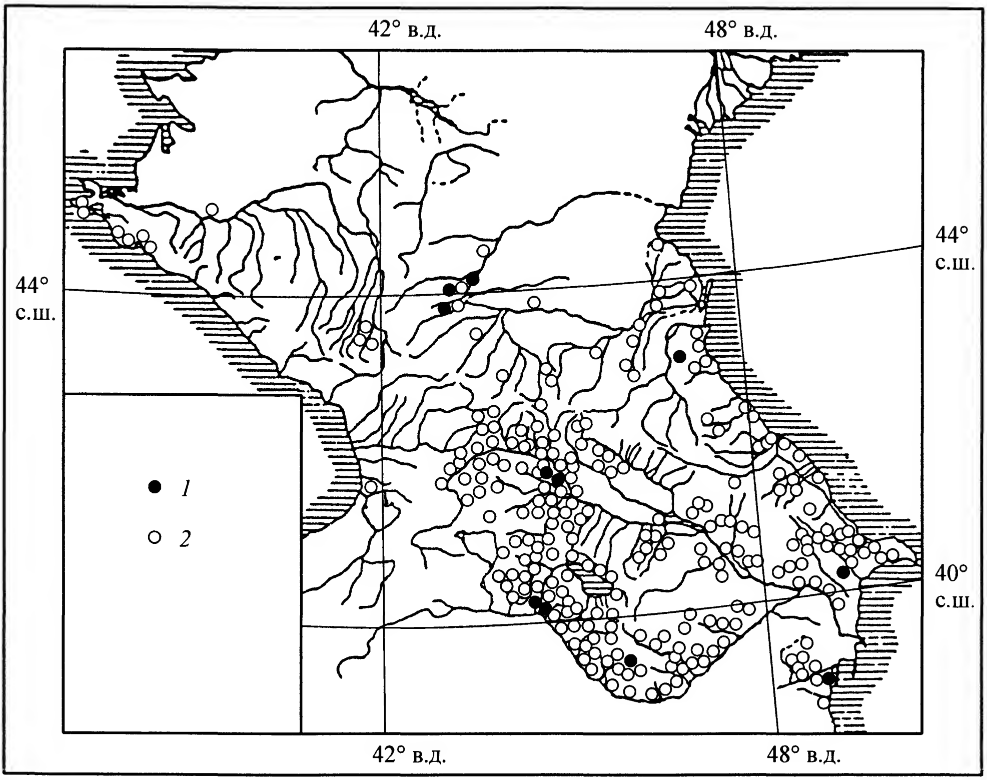


Рис. 2. Распространение на Кавказе *Consolida ajacis* (*1*) и *C. orientalis* (*2*).

Сев. (заносное), Центр. (заносное), Южн., Юго-Вост., (заносное) Европа; Юго-Зап. (Турция, Сирия), Ср. (Туркмения), Южн. (Индия, заносное) Азия; Сев. Америка (заносное).

Тип ареала: восточносредиземноморский.

В садах, на полях, огородах и цветниках; культивируется и легко дичает: произрастает вдоль дорог, на пустырях, остепненных лугах в предгорьях и на равнинах, изредка.

Н. А. Буш (1902 : 41) предполагал, что этот вид был занесен на Кавказ «с семенами хлебных растений». В. И. Трифонова (1973 : 513) также указывала, что в данном регионе он «встречается как одичавший, распространившийся из садов». По характеру местообитаний в кавказской части ареала *C. ajacis*, безусловно, имеет аллохтонное происхождение.

Окраска чашелистиков очень изменчива: наряду с наиболее типичной — синей изредка она может быть белой, голубой и др., на что впервые обратил внимание A. P. de Candolle (1817).

6. *C. orientalis* (J. Gay) Schröd., 1909, Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 4, 5 : 62; Chater, 1993, in Fl. Europ., ed. 2, 1 : 261. — *Delphinium orientale* J. Gay, 1840, in Des Moul., Rais Pl. Cat. Dordonge: 12; Невский, 1937, во Фл. СССР, 7 : 105. — *D. ajacis* L. var. *orientale* (J. Gay) Finet et Gagnep. 1904, Bull. Soc. Bot. Fr. 51 : 467.

Описан из Европы (Франция, Дордонь) по культивируемым образцам, происходящим с Востока.

Lectotypus (Munz, 1967b : 178): «Dordogne» (K).

ЗП: Аз.-Куб.; ВП; ЗК: Уруп-Теб.; ЦК; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ; ВЗ; ЮЗЗ; ЮЗ; Т. (рис. 2, *2*).

Атл., Сев. (заносное), Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. (заносное) Европа; Сев. (Зап. и Вост. Сиб., заносное), Юго-Зап. (Турция, Сирия, Ирак, Иран, Афганистан), Ср. (заносное), Южн. (заносное) Азия; Сев. Африка (заносное); Сев. Америка (заносное).

Тип ареала: восточно-субсредиземноморский.

На полях, близ дорог, в степях, среди кустарников, культивируется в парках, садах, на газонах, от приморских пляжей до среднего горного пояса.

Образцы этого вида отличаются значительной изменчивостью размеров цветоносных побегов (8—120 см выс.), чашелистиков (7.5—22 мм дл.), шпорца (6.5—12 мм дл.), соцветий, а также степенью их ветвления (Буш, 1902; Гроссгейм, 1930, 1950; Трифонова, 1973, 1974б). Чашелистики очень варьируют также по окраске, но наиболее типичной является пурпурно-фиолетовая. Изредка чашечка может быть пепельно-фиолетовой, сине-фиолетовой, светло-синей, розовато-белой, голубовато-белой или белой (Beckman, 1928). Растения с розовыми и белыми цветками с территории Азербайджана было предложено рассматривать как самостоятельные формы: f. *rosea* и f. *alba* (Карягин, 1953 : 43); обе они описаны на русском языке и поэтому являются недействительно обнародованными.

Наряду с типичными растениями для кавказского региона проводились еще внутривидовые таксоны, которые отличались, согласно авторам их описаний, рыхло расположенными цветками с более крупным околоцветником: *C. orientalis* f. *laxissima* N. Busch (1902, Fl. Cauc. Crit. 3, 3 : 43. — *C. orientalis* var. *laxissima* (N. Busch) N. Busch, 1919, Опред. раст. Крыма и Кавк.: 18), а также *C. orientalis* var. *pulchra* B. Schischk. ex Grossh. (1930, Фл. Кавк. 2 : 102). В характеристике *C. orientalis* f. *laxissima* отмечались чашелистики 17.5—18 мм дл. и более короткий (7—9 мм дл.), чем обычно, шпорец. Для *C. orientalis* var. *pulchra* указывались чашелистики около 20 мм дл. и более широкие, чем у типичных растений, доли вегетативных листьев. Значительная изменчивость всех выше приведенных признаков, а также длины и толщины шпорца цветков была проанализирована В. И. Трифоновой (1973), которая наблюдала разные варианты строения у растений одной и той же популяции. Поэтому ею вполне обоснованно был сделан вывод о невозможности выделения на территории Кавказа внутривидовых таксонов этого вида.

Sect. 3. *Brevipedunculatae* (Huth ex N. Busch) Kem.-Nath., 1966, Раналиевые Кавк.: 131. — *Delphinium* L. subgen. *Consolida* (DC.) Peterm. sect. *Brevipedunculatae* Huth ex N. Busch, 1902, Fl. Cauc. Crit. 3, 3 : 40. — *D.* trib. *Brevipedunculatae* Huth, 1895, Bot. Jahrb. 20 : 338, 368, nom. inval. — *Consolida* sect. *Consolida* subsect. *Brevipedunculatae* (Huth ex N. Busch) Tamura, 1992, Acta Phytotax. Geobot. 43, 2 : 141.

Цветоножки значительно (в 1.5 раза и более) короче цветков. Шпорец прямой или слегка изогнутый, немного заостренный, 12—20 мм дл. Листовки продолговато-ланцетные, цилиндрические или слегка сжатые с боков, 7—22 мм дл.

Typus: *Delphinium rugulosum* Boiss. (*Consolida rugulosa* (Boiss.) Schröd.).

7. *C. rugulosa* (Boiss.) Schröd., 1913, Ann. Nat. Hofmus. 27 : 43. — *Delphinium rugulosum* Boiss., 1841, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 2, 16 : 361; Невский, 1937, во Фл. СССР, 7 : 112.

Описан из Ирана (оз. Урмия).

Lectotypus (Munz, 1967b : 189, «holotypus»): «Lac. Ourmiah, Aucher, 4028» (P, isolectotypi — BM, K, LE!).

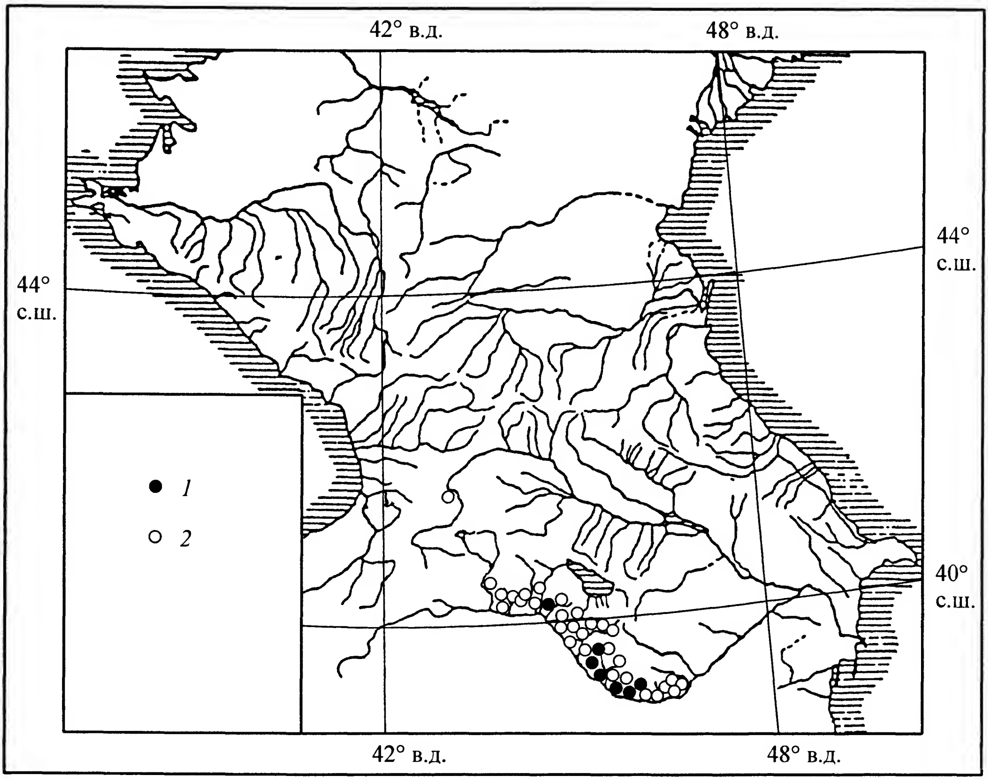


Рис. 3. Распространение на Кавказе *Consolida rugulosa* (*1*) и *C. persica* (*2*).

ЮЗ: Ерев., Дар., Нах., Мегр.-Зан. (рис. 3, *1*).

Юго-Зап. (Турция, Ирак, Иран, Афганистан, Пакистан), Ср. (Казахстан, Киргизия, Таджикистан, Туркмения, Узбекистан) Азия.

Тип ареала: ирано-туранский.

В степях, на каменистых склонах, пастбищах, пустырях; в нижнем и среднем горных поясах.

Согласно указанию С. А. Невского (1937 : 113), «тип» хранится в Женеве (G), а в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE!) — изотип («котип»).

8. *C. persica* (Boiss.) Schröd., 1909, Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 4, 5 : 17, 62. — *Delphinium persicum* Boiss., 1841, Ann. Sci. Nat (Paris), sér. 2, 16 : 362; Невский, 1937, во Фл. СССР, 7 : 111. — *D. camptocarpum* auct. non Fisch. et C. A. Mey.: K. Koch, 1841, Linnaea, 15 : 247.

Описан из Ирана (близ г. Хамадан).

Lectotypus (Munz, 1967b : 187, «typus»): «Persia circa Amadan, Aucher, 78» (P, isolectotypus — K).

ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ерев., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан. (рис. 3, *2*).

Юго-Зап. (Турция, Ирак, Иран, Афганистан, Пакистан) Азия.

C. persica приводился также для Средней Азии («Turkestania, Buchara») и Афганистана (Буш, 1902 : 40), однако, как справедливо отметил С. А. Невский (1948), восточнее Закавказья и западной части Ирана этот вид не произрастает. Указание для юго-востока Азербайджана: «Ленкоран. уезд» (Липский, 1899: 211) также не подтверждено гербарными сборами (Гроссгейм, 1950; Карягин, 1953; Кемулариа-Натадзе, 1966).

Тип ареала: армено-иранский.

В степных и полупустынных сообществах, на каменистых обнажениях, скалах, пастбищах; преимущественно в нижнем поясе гор.

При первоописании этого вида отмечалось, что его лепесток с цельной средней лопастью, в отличие от двулопастной у *C. rugulosa* (Boissier, 1841). Позднее была установлена большая изменчивость указанного признака: средняя лопасть *C. persica* может быть как цельной, так и с небольшой выемкой на верхушке (Munz, 1967b).

Для Кавказа приводится также *C. stocksiana* (Boiss.) Schröd. (Черепанов, 1995), однако это указание не подтверждено гербарными сборами. Несколько образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE!), были ошибочно подписаны в марте 1967 г. В. Н. Димитровой как *C. stocksiana*. Годом позже М. Г. Пахомова переопределила их как *Delphinium persicum*; по-нашему мнению, они соответствуют *Consolida persica*. Достоверные коллекции *C. stocksiana* известны из Средней Азии, Ирана и Афганистана (Невский, 1937; Кемулариа-Натадзе, 1966; Munz, 1967b ; Трифонова, 1974б).

Еще один таксон — *C. camptocarpa* (Fisch. et C. A. Mey.) Nevski приводился для Закавказья, а именно для долины р. Аракс (Koch, 1841; Ledebour, 1841; Оверин, Ситовский, 1858), как *Delphinium camptocarpum* Fisch. et C. A. Mey., однако сборов этого вида с Кавказа нам найти не удалось. Он произрастает в Средней Азии, Казахстане (Гамаюнова, 1961), Иране и Афганистане (Munz, 1967b). Образцы из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE!), определенные как *D. camptocarpum*, оказались относящимися к *Consolida persica*.

Благодарности

Автор признателен Т. В. Егоровой, Т. Н. Поповой, А. Н. Сенникову и В. И. Трифоновой за обсуждение результатов настоящей статьи и ценные замечания по ее оформлению.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48023).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буш Н. Cochors IX. *Ranales* // Кузнецов Н., Буш Н., Фомин А. Flora caucasica critica. Матер. для фл. Кавказа. Критическое систематическо-географическое исследование. Юрьев, 1902. Ч. 3. Вып. 3. С. i—xix, 1—256.

Буш Н. А. Определитель растений Крыма и Кавказа. *Ranales* (*Nymphaeaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Ranunculaceae*, *Berberidaceae*, *Lauraceae*). Тифлис, 1919. 76 с.

Гамаюнова А. П. Сем. лютиковые — *Ranunculaceae* Juss. // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1961. Т. 4. С. 10—132.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Тифлис, Эривань, 1930. Т. 2. xvi + 438 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. М.; Л., 1950. Изд. 2. Т. 4. 311 с. + xxii с. + 356 карт.

Карягин И. И. Род *Consolida* S. F. Gray — живокость // Флора Азербайджана. Баку, 1953. Т. 4. С. 41—44.

Кемулариа-Натадзе Л. М. Раналиевые на Кавказе и их таксономия. Тбилиси, 1966. 284 с.

Липский В. И. Флора Кавказа. Свод сведений о флоре Кавказа за двухсотлетний период ее исследования, начиная от Турнефора и кончая XIX в. // Тр. Тифлис. бот. сада. СПб., 1899. Вып. 4. С. i—xv, 1—584.

Малеев В. П. Сем. *Ranunculaceae* Juss. // Вульф Е. В. Флора Крыма. М.; Л. 1947. Т. 2. Вып. 1. С. 172—212.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Невский С. А. Род живокость, или шпорник — *Delphinium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 99—183.

Невский С. А. Сем. *Ranunculaceae* — лютиковые // Флора Туркмении. Ашхабад, 1948. Т. 3. С. 87—133.

Оверин А. П., Ситовский Н. П. Опыт русско-кавказской флоры в применении к сельскому хозяйству и домашнему быту. Тифлис, 1858. Т. 1. i—x + 573 с.

Попов М. Г. Очерк растительности и флоры Карпат // Матер. к познанию фауны и флоры СССР. Нов. сер. Отд. бот. М., 1949. Вып. 5(13). 303 с.

Портениер Н. Н. Методические вопросы выделения географических элементов флоры Кавказа // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 6. С. 76—84.

Портениер Н. Н. Система географических элементов флоры Кавказа // Бот. журн. 2000б. Т. 85. № 9. С. 26—33.

Трифонова В. И. Биосистематическое исследование кавказских видов рода *Consolida* (DC.) S. F. Gray // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 4. С. 505—518.

Трифонова В. И. О находке *Consolida glandulosa* (Boiss. et Huet) Bornm. в Армянской ССР // Бот. журн. 1974а. Т. 59. № 3. С. 394—398.

Трифонова В. И. Биосистематическое исследование кавказских представителей родов *Consolida* (DC.) S. F. Gray и *Aconitella* Spach: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1974б. 24 с.

Трифонова В. И. Сравнительно-анатомическое исследование черешка некоторых представителей родов *Consolida* (DC.) S. F. Gray, *Aconitella* Spach, *Delphinium* L. и *Aconitum* L. (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 6. С. 866—876.

Трифонова В. И. Морфология семян и анатомическая характеристика семенной кожуры у некоторых представителей рода *Consolida* (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 9. С. 1199—1209.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 991 с.

Atlas Florae Europaeae: Distribution of vascular plants in Europe. Helsinki, 1989. Vol. 8. *Nymphaeaceae* to *Ranunculaceae*. 261 p.

Beckman I. Kreuzungsuntersuchungen an *Delphinium orientale* // Hereditas. 1928. Bd 11. H. 1. S. 107—128.

Boissier E. Plantae Aucherianae orientales enumeratae cum novarum specierum descriptione // Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 2. 1841. T. 16. P. 347—382.

Boissier E. Flora Orientalis. Basileae etc. 1867. Vol. 1. xxxiv + 1017 p.

Candolle A. P. de. Regni vegetabilis systema naturale. Paris, 1817 (1818). Vol. 1. 564 p.

Davis P. H.Consolida (DC.) S. F. Gray // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1965. Vol. 1. P. 119—134.

Green M. L. Consolida regalis (DC.) S. F. Gray // Hitchcock A. S., Green M. L. Standard — species of Linnaean genera of Phanerogamae (1753—1754) // Intern. Bot. Congr. Cambridge (England), 1930. Nomenclature. Proposals by British botanists. London, 1929. P. 162.

Host N. T. Flora Austriaca. Viennae, 1831. 768 p.

Huth E. Monographie der Gattung *Delphinium* // Bot. Jahrb. 1895. Bd 20. S. 322—499 + Taf. vi—viii.

Jonsell B., Jarvis C. E. Lectotypifications of Linnaean names for Flora Nordica. Vol. 1. (*Lycopodiaceae — Papaveraceae*) // Nord. J. Bot. 1994. Vol. 14. N 2. P. 145—164.

Koch K. Catalogus plantarum, quas in itinere per Caucasum, Georgiam, Armeniamque... // Linnaea, 1841. Bd 15. S. 243—258.

Ledebour C. Flora Rossica. Stuttgartiae, 1841. Vol. 1. 790 p. + vi p. + 1 karte.

Linnaeus C. Species Plantarum. Holmiae, 1753. Vol. 1. xii + 560 p.

Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena, 1965. Bd 1. 583 s.

Molero J., Blanché C. Notulae taxonomicae, chorologicae, nomenclatures, bibliographicae aut philologicae in opus «Flora Iberica» intendentes // An. J. Bot. Madrid, 1984. T. 41. N 1. P. 207—218.

Munz P. A. A synopsis of the African species of *Delphinium* and *Consolida* // J. Arn. Arbor. 1967a. Vol. 48. N 1. P. 30—55.

Munz P. A. A synopsis of the Asian species of *Consolida* // J. Arn. Arbor. 1967b. Vol. 48. N 2. P. 159—202.

Schrödinger R. Der Blütenbau der zygomorphen Ranunculaceen und seine Bedeutung für die Stammesgeschichte der Helleboreen // Abhandl. Zool.-Bot. Gesellschaft Wien, 1909. Bd 4. H. 5. S. 1—63.

Soó R. Über die mitteleuropäischen Arten und Formen der Gattung *Consolida* (DC.) S. F. Gray // Österr. Bot. Zeitschr. 1922. Jahrgang 71. N 10—12. S. 233—246.

Trifonova V. I. Comparative biomorphological study of the taxonomy and phylogeny of the genera *Consolida* (DC.) S. F. Gray and *Aconitella* Spach // Collect. Bot. (Barcelona), 1990. Vol. 19. P. 97—110.

SUMMARY

The identification key and synopsis of the genus *Consolida* (DC.) S. F. Gray (8 species) for the Caucasian flora are given. Synonymy, geographical distribution, ecological peculiarities and typification of the taxa in question are noted according to the lay-out of «Synopsis of the Caucasian flora». A new nomenclatural combination: *C. regalis* S. F. Gray var. *mollis* (Lipsky ex N. Busch) Luferov is proposed.

УДК 581.844 + 561.47] : 551.782.2 (571.63) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 6

© Н. И. Блохина, О. В. Бондаренко

ИСКОПАЕМАЯ ДРЕВЕСИНА *KETELEERIA* (*PINACEAE*) ИЗ ПЛИОЦЕНА ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ (ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИИ)

N. I. BLOKHINA, O. V. BONDARENKO. FOSSIL WOOD OF *KETELEERIA* (*PINACEAE*) FROM THE PLIOCENE OF SOUTHERN PRIMORY'E (FAR EAST OF RUSSIA)

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232) 31-01-93
E-mail: blokhina@ibss. dvo. ru
Поступила 16.06.2004
Окончательный вариант получен 26.11.2004

Описано анатомическое строение древесины нового вида рода *Keteleeria* — *K. zhilinii* sp. nov. (*Pinaceae*) из плиоцена Южного Приморья (Дальний Восток России).

Ключевые слова: *Keteleeria*, *Pinaceae*, анатомия древесины, Южное Приморье, Дальний Восток России, плиоцен.

Описанная в статье ископаемая древесина нового вида рода *Keteleeria* — *K. zhilinii* Blokhina et O. V. Bondarenko sp. nov. — обнаружена авторами на территории угольного разреза Павловский-2 Павловского буроугольного месторождения, расположенного в 35 км к северо-востоку от г. Уссурийска (Приморский край). Исследованный образец ископаемой древесины № 20а/81 происходит из мелкогалечных конгломератов верхней части толщи косослоистых песчаников и галечников суйфунской свиты плиоценового (Решения..., 1994), по мнению Б. И. Павлюткина (1998) — эоплейстоценового, возраста. Древесина слабо лигнифицированная, коричневого цвета, с различимыми невооруженным глазом годичными кольцами; образец размером 1.5 × 7 см в поперечнике и 13 см дл.

Листовые отпечатки в толще отсутствуют, но в алевритовых линзах обнаружены споры и пыльца, а также остатки плодов, семян и неопределимые остатки хвои в виде растительного детрита. В спорово-пыльцевом комплексе значительная роль принадлежит сосновым, однако доминируют умеренно-термофильные широколиственные породы; среди мелколиственных преобладают *Alnus* и *Betula*. В семенной флоре из древесных пород в обилии представлены *Picea* и *Larix* (Павлюткин и др., 1988; Решения..., 1994). *Keteleeria* не отмечена ни в семенной флоре, ни в спорово-пыльцевом комплексе, хотя единичные пыльцевые зерна ее были обнаружены здесь в значительно более древних отложениях павловской свиты (Варнавский и др., 1988).

Кетелеерия довольно редко встречается в ископаемых флорах, в том числе и на российском Дальнем Востоке (РДВ). Тем не менее ее макроостатки (отпечатки листьев, шишечных чешуй и летучек с семенами, а также остатки древесины) были найдены в бассейнах рек Максимовка и Амгу (Приморский край) в отложениях, датируемых олигоценом—началом среднего миоцена (Рыбалко и др., 1980; Решения..., 1994; Блохина, Климова, 2000; Blokhina, Klimova, 2000). В литературе имеются и другие сведения о находках кетелеерии в позднеолигоценовых и миоценовых флорах восточных склонов Сихотэ-Алиня — бухта Демби, бассейны рек Ботчи и Кема (Ахметьев, 1973, 1974, 1988; Рыбалко и др., 1980). Однако ее остатки представлены в основном пыльцой. В спорово-пыльцевых спектрах позднемиоценовой флоры реки Ботчи (Хабаровский край) пыльцы кетелеерии содержится до 6 %, хотя среди макроостатков она не отмечена (Ахметьев, 1973). Кроме того, пыльца кетелеерии присутствует в палинокомплексах олигоцена п-ова Речной (Южное Приморье) (Мамонтова, 1977б) и олигоцена—позднего миоцена Амуро-Зейской депрессии (Мамонтова, 1977а, 1979). На Северо-Востоке нашей страны она обнаружена в палинокомплексах раннего эоцена Северного Верхоянья, позднего эоцена р. Омолон, Приколымья и Индигиро-Зырянского прогиба (Фрадкина и др., 1996). Единичные зерна пыльцы кетелеерии постоянно присутствуют среди древних теплолюбивых хвойных среднего миоцена бухты Нагаева (Челебаева и др., 1979). Вероятно, в эоценовое—миоценовое время кетелеерия вместе с большинством других хвойных (*Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Larix*, *Tsuga*, *Thuja*) и некоторыми лиственными породами входила в ассоциацию смешанных лесов горных склонов.

В тихоокеанском регионе, помимо РДВ, макроостатки кетелеерии известны из среднего миоцена Японии — это отпечатки шишек, семенных чешуй и летучек с семенами *Keteleeria ezoana* Tanai и отпечатки семян *K. robista* Miki (Tanai, 1961). В США остатки листьев кетелеерии обнаружены в миоценовых отложениях штатов Айдахо и Вашингтон, а шишек и шишечных чешуй — в миоцене штата Орегон (Medlyn, Tidwell, 1979).

Ископаемые древесины с признаками анатомического строения древесины кетелеерии были описаны из нижнего мела Земли Франца-Иосифа — *Keteleerioxylon arcticum* Shilk. (Шилкина, 1960) и Кировской обл. — *K. fokinii* Shilk. (Шилкина, 1986), олигоцена—низов среднего миоцена Приморья — *K. primoryense* Blokh. (Блохина, Климова, 2000; Blokhina, Klimova, 2000) и нижнего миоцена Японии — *Keteleeria mabetiensis* (Watari) Watari (Watari, 1941, 1956).

Современный род *Keteleeria*, согласно A. Farjion (1989), включает 3 вида: *K. fortunei* (Andr. Murray) Carrière, *K. davidiana* (Bertrand) Beissner и *K. evelyniana* Masters. По его мнению, *K. fortunei* наиболее отчетливо отличается от двух других видов, тогда как *K. evelyniana*, по-видимому, может рассматриваться в качестве подвида *K. davidiana*. На 2 группы разделил этот род в 1926 г. R. Pilger (цит. по Будкевич, 1961): в первую он включил *K. fortunei*, а во вторую — *K. davidiana* и *K. evelyniana*.

В отличие от прошлых геологических эпох ареал современной кетелеерии ограничен Центральным, Южным и Юго-Восточным Китаем и севером Вьетнама; кроме того, *K. davidiana* распространена на о-ве Тайвань, а *K. evelyniana* — на севере Лаоса. Кетелеерия характерна для гумидного, умеренно-теплого (до субтропического) климата и сравнительно низкогорного рельефа — (200)700—1000(1400) м над ур. м. Однако *K. evelyniana* может встречаться в условиях, близких к тропическим, и подниматься до высоты 2700(3000) м над ур. м. (Farjon, 1989; Flora of China, 1999).

Род *KETELEERIA* Carrière, 1866

Keteleeria zhilinii Blokhina et O. V. Bondarenko sp. nov.

(см. таблицу-вклейку, *1—16*)

Etymology. In honour of palaeobotanist S. G. Zhilin.

Diagnosis. Growth rings distinct. Pits on the radial walls of tracheids uniseriate, rarely with 2—3(5) layers of biseriate pits. Uniseriate pits circular or slightly elliptic, (10)12—18(24) μm in diameter, separately-abietoid. Biseriate pits circular, 12—18 μm in diameter, opposite or occasionally in alternate arrangement near each other. Crassulae occur between biseriate opposite pits. Pits on the tangential walls of tracheids uniseriate, 4.5—6 μm in diameter. Transverse walls of axial parenchyma cells smooth or with 2—3 small nodules. Rays 1—25 cells high; uniseriate, sometimes with 1—3(4) layers of biseriate cells. Rays with marginal cells resembling ray tracheids. Pits of taxodioid type 1—4(5) per cross-field, 6—9 μm in diameter. Resin canals vertical only, normal, surrounded by a ring of 5(6)—7(8) thick-walled epithelial cells. Horizontal resin canals lacking.

Holotype. Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (IBSS FEB RAS), coll. 20a, specimen No 20a/81, petrified wood; Southern Primory'e, Pavlovskiy Brown Coal Basin, the coal extraction Pavlovskiy-2, Suifunskaya Suite, Pliocene.

Название вида: в честь палеоботаника С. Г. Жилина.

Диагноз. Годичные кольца отчетливые. Поровость радиальных стенок трахеид однорядная; иногда 2—3(5) слоя двурядных пор. Однорядные поры округлые и слегка овальные, (10)12—18(24) мкм в диам., свободно-абиетоидные; двурядные — округлые, 12—18 мкм в диам., супротивные, изредка сближено-очередные. Крассулы между двурядными супротивными порами. На тангентальных стенках трахеид однорядные поры 4.5—6 мкм в диам. Поперечные стенки клеток тяжевой паренхимы гладкие и с 2—3 небольшими узелками. Лучи однорядные, 1—25 клеток выс., иногда с 1—3(4) двурядными слоями. В лучах имеются краевые клетки по типу лучевых трахеид. На полях перекреста 1—4(5) поры таксодиоидного типа, 6—9 мкм в диам. Смоляные ходы только вертикальные, нормальные, с (5)6—7(8) толстостенными клетками эпителия; горизонтальные смоляные ходы отсутствуют.

Голотип. Биолого-почвенный институт (БПИ) ДВО РАН, колл. 20а, обр. № 20а/81, ископаемая древесина; Южное Приморье, Павловское буроугольное месторождение, угольный разрез Павловский-2; суйфунская свита, плиоцен (см. таблицу-вклейку).

Описание. Годичные кольца выражены отчетливо. Древесина состоит из трахеид, лучевой паренхимы и клеток эпителия смоляных ходов.

Трахеиды ранней древесины довольно крупные, тонкостенные, широкопросветные, прямоугольной и многоугольной вытянутой радиально формы. Поровость радиальных стенок трахеид ранней древесины однорядная, но иногда встречаются 2—3(5) слоя двурядных пор. Однорядные поры свободно-абиетоидные, округлые, 12—18(24) мкм в диам., реже — слегка овальные, вытянутые горизонтально, 12 × × 15 мкм в диам.; с включенным округлым и овальным отверстиями соответственно (см. таблицу-вклейку, *5*, *6*). Двурядные поры округлые, 12—18 мкм в диам., с включенным округлым отверстием, супротивные, изредка сближенно-очередные (см. таблицу-вклейку, *7*). Крассулы между двурядными супротивными порами. Поры на радиальных стенках трахеид поздней древесины однорядные, округлые, 10—12 мкм в диам., располагаются на большом расстоянии друг от друга по длине трахеиды. Поры на тангентальных стенках трахеид однорядные, округлые, 4.5—6 мкм в диам., расположены на большом расстоянии друг от друга по длине трахеиды (см. таблицу-вклейку, *15*, *16*).

Тяжевая (осевая, древесинная) паренхима местами со смолистым содержимым, довольно скудная, диффузная и приуроченная в своем распределении к вертикальным смоляным ходам. Осевая паренхима встречена на радиальном и тангентальном срезах; охарактеризовать же ее распределение на поперечном срезе невозможно из-за сильной лигнификации ископаемой древесины. В тяже паренхимы 4—5 клеток 48—78 мкм дл. и 24—30 мкм шир. Поперечные стенки клеток тяжевой паренхимы гладкие и с 2—3 небольшими узелками (см. таблицу-вклейку, *8*).

Годичные кольца отчетливые, 1.3—2.9 мм шир., состоят в основном из трахеид ранней древесины, которая часто сильно смята на поперечном срезе (см. таблицу-вклейку, *1*). Переход от ранней древесины к поздней резкий, в некоторых годичных кольцах хотя и постепенный, но заметный (см. таблицу-вклейку, *2*). Поздняя древесина занимает примерно 1/5—1/4 часть годичного кольца и состоит из толстостенных сильно уплощенных в радиальном направлении трахеид с узкими до почти щелевидных полостями.

Лучи многочисленные, однорядные, иногда с 1—3(4) двурядными слоями (см. таблицу-вклейку, *10*). Высота лучей 1—25, чаще 10—20 клеток. Горизонтальные и тангентальные стенки клеток лучей пористые (см. таблицу-вклейку, *12*); имеются индентуры. Срединные клетки лучей округло-прямоугольные, вытянутые вдоль луча, краевые — округло-треугольные и примерно равны срединным клеткам. Высота лучевых клеток 18—24 мкм, ширина 12—15 мкм. Настоящие лучевые трахеиды, по-видимому, отсутствуют, но имеются краевые клетки с обильными, диффузно расположенными порами на радиальных стенках и несколько выпяченными наружными стенками. Такие клетки иногда образуют по краям лучей более или менее протяженные ряды и очень напоминают лучевые трахеиды (см. таблицу-вклейку, *9*, *14*).

На полях перекреста по 1—4 (5) поры таксодиоидного типа, 4.5—6 мкм в диам. (см. таблицу-вклейку, *9*, *11—13*). В ранней древесине в краевых клетках лучей на полях перекреста располагается по 4 поры двумя горизонтальными рядами, 3 поры — в одном горизонтальном ряду или диффузно и 5 пор — в диффузном расположении; в срединных клетках лучей — по 2—3 поры в одном горизонтальном ряду или диффузно. В поздней древесине на полях перекреста по 1, реже — по 2 поры, расположенные вертикально одна над другой.

Вертикальные смоляные ходы нормальные, но встречаются редко, на поперечном срезе обнаружены лишь в одном годичном кольце (см. таблицу-вклейку, *1*). Смоляные ходы одиночные, изредка группами по 2—4 хода, при этом между ходами проходит луч или ряд трахеид. Ходы округлые и овальные, довольно мелкие (36—84 мкм в диам.), располагаются в ранней древесине в начале годичного кольца (см. таблицу-вклейку, *3*), а также в поздней древесине вблизи границы годичного кольца (см. таблицу-вклейку, *4*). Ходы выстланы (5)6—7(8) толстостенными клетками эпителия и имеют обкладку из клеток сопровождающей паренхимы. Горизонтальные смоляные ходы отсутствуют.

Обоснование определения. Исследованная ископаемая древесина имеет признаки анатомического строения древесины современного рода *Keteleeria* (сем. *Pinaceae*). С древесиной этого современного рода ее позволяет отождествить наличие нормальных только вертикальных смоляных ходов с толстостенными клетками эпителия в совокупности с тяжевой паренхимой, крассулами и более крупными краевыми клетками лучей, напоминающими лучевые трахеиды, при отсутствии настоящих лучевых трахеид.

Однако литературные данные о присутствии смоляных ходов у *Keteleeria* и их типе довольно противоречивы. В частности, в ряде работ (Tang, 1933: цит. по Будкевич, 1961; Jeffrey, 1905; Hutchinson, 1917: цит. по Bailey, 1933) указывается на отсутствие в древесине *Keteleeria* смоляных ходов и на большое сходство ее анатомического строения с древесиной *Abies.* P. Greguss (1955) отмечает у *Keteleeria* встречаемость мелких смоляных кармашков. Приводятся также данные о наличии в древесине *Keteleeria* многочисленных только травматических вертикальных смоляных ходов, что свидетельствует о сходстве в анатомии ее древесины с древесиной *Abies* (Phillips, 1948: цит. по Будкевич, 1961; Holden, 1913: цит. по Bailey, 1933). В то же время есть указания на присутствие в зрелой древесине ствола *Keteleeria* нормальных вертикальных смоляных ходов, подобно таковым в древесине *Picea*, при этом у *Keteleeria*, как и у *Picea*, вблизи сердцевины смоляные ходы могут отсутствовать или встречаться ходы только травматического происхождения (Kanehira, 1921, 1926: цит. по Bailey, 1933). Это мнение разделяет и I. Bailey (1933). Согласно Е. В. Будкевич (1961), наличие нормальных только вертикальных смоляных ходов при полном отсутствии горизонтальных смоляных ходов — уникальный признак, свойственный *Keteleeria* и не встречающийся в древесине других современных хвойных. Так же считают И. А. Шилкина (1960), А. А. Яценко-Хмелевский (1954) и Е. С. Чавчавадзе (1979). Согласно Чавчавадзе (1979), относительно редкая встречаемость смоляных ходов в древесине *Keteleeria* и их необычное строение (клетки эпителия, выстилающего полость смоляных ходов, быстро одревесневают и с трудом отличаются от близлежащих трахеид и клеток сопровождающей паренхимы, которая при этом не всегда образует замкнутую обкладку вокруг смоляного канала, а количество клеток эпителия и сопровождающей паренхимы сильно варьирует даже в зрелой древесине), по-видимому, и привели некоторых исследователей к отрицанию наличия смоляных ходов у *Keteleeria* или к наличию у нее только ходов травматического происхождения. По ее данным (Чавчавадзе, 1975), смоляные ходы появляются у *Keteleeria* только начиная со второго—третьего годичного кольца.

Таким образом, довольно редкая встречаемость в древесине *Keteleeria* нормальных вертикальных смоляных ходов, присутствие их не в каждом годичном кольце весьма затрудняет определение ископаемых древесин.

В древесине некоторых представителей семейств *Taxodiaceae* и *Cupressaceae*, а также у *Abies* и *Tsuga* (*Pinaceae*) могут присутствовать только вертикальные смоляные ходы, но эти ходы травматического происхождения. Они часто располагаются длинными тангентальными цепочками обычно вдоль годичного кольца в зоне поздней древесины. В таких цепочках ходы, как правило, собраны в группы сомкнуто по 2—4 (иногда более) хода, т. е. между ходами не проходит луч или ряд трахеид. Ходы обычно короткие в вертикальном направлении, а на поперечном срезе они неправильной формы, довольно крупные и не имеют как клеток сопровождающей паренхимы, так и типичных клеток настоящего выстилающего эпителия, образующих замкнутую обкладку вокруг смоляного канала.

Другой отличительный признак древесины *Keteleeria* — отсутствие настоящих лучевых трахеид. Однако Будкевич (1961) указывает на встречаемость в древесине этого рода краевых лучевых клеток — более крупных, чем срединные, с большим числом пор на радиальных стенках и с волнистыми несколько выпяченными наружными стенками. Greguss (1955) рассматривает их в качестве переходной формы к настоящим лучевым трахеидам. У исследованной древесины такие клетки образуют по краям лучей более или менее протяженные ряды и очень напоминают лучевые трахеиды. Подобные краевые клетки могут присутствовать в древесине *Abies* и *Pseudolarix*. По данным Будкевич (1961), у *Pseudolarix* они достигают своего наибольшего развития. Однако в древесине обоих этих родов нет нормальных смоляных ходов (у *Abies* встречаются только травматические вертикальные смоляные ходы).

Характерный ксилотомический признак *Keteleeria* — наличие тяжевой паренхимы, хотя и довольно скудной (Яценко-Хмелевский, 1954; Будкевич, 1961; Чавчавадзе, 1975, 1979).

Тем не менее исследованная ископаемая древесина в анатомическом строении полностью не отождествима с древесиной какого-либо из 3 современных видов этого рода.

От древесины *K. davidiana* изученная древесина отличается значительно большим диаметром пор на радиальных и меньшим — на тангентальных стенках трахеид и на полях перекреста, более низкими лучами и меньшей протяженностью в них двурядных участков, меньшим количеством пор на полях перекреста и клеток эпителия, выстилающих смоляные ходы, отсутствием на стенках трахеид пор в трех- и четырехрядном расположении, а также пицеоидных и пиноидных пор на полях перекреста (см. таблицу).

От древесины *K. fortunei* описанная ископаемая древесина отличается значительно большим диаметром пор на радиальных и меньшим — на тангентальных стенках трахеид и на полях перекреста, более низкими лучами и меньшим количеством пор на полях перекреста (см. таблицу).

Древесина *K. evelyniana* отличается от древесины двух других видов *Keteleeria* наиболее крупными порами на радиальных и наиболее мелкими — на тангентальных стенках трахеид, наиболее низкими лучами, наименьшим количеством пор на полях перекреста и наименьшим количеством клеток эпителия смоляных ходов, чем напоминает исследованную ископаемую древесину. Тем не менее у ископаемой древесины поры на радиальных стенках трахеид все же более крупные, а на тангентальных — более мелкие, чем у древесины *K. evelyniana*, лучи немного ниже, на полях перекреста встречается до 5 пор, смоляные ходы с несколько большим количеством клеток эпителия и реже встречаются двурядные поры на радиальных стенках трахеид (см. таблицу). Кроме того, в описании у *K. evelyniana* не указаны диаметр пор на полях перекреста и протяженность двурядных участков в лучах.

От ископаемой древесины *K. mabetiensis* из нижнего миоцена Японии (Watari, 1941, 1956) изученная плиоценовая древесина отличается отсутствием трехрядных пор на радиальных стенках трахеид и пицеоидных пор на полях перекреста, а также более низкими лучами (см. таблицу). К сожалению, в приведенном описании нет данных о размерах пор на стенках трахеид и полях перекреста, а также о количестве клеток эпителия смоляных ходов, что не позволило провести более детальное сравнение.

Шилкина (1960), следуя принятой в палеоксилотомиии практике наименования ископаемых древесных остатков, предложила для ископаемых древесин с признаками анатомического строения древесины современного рода *Keteleeria* использовать родовое название *Keteleerioxylon* Shilk. Среди *Keteleerioxylon* наибольшее сходство у исследованной древесины наблюдается с *K. primoryense* из олигоцен — миоцена Приморья (Блохина, Климова, 2000; Blokhina, Klimova, 2000). Однако от *K. primoryense* изученная плиоценовая древесина отличается более крупными порами на радиальных стенках трахеид и на полях перекреста, более низкими лучами с меньшей протяженностью в них двурядных участков, меньшим количество клеток эпителия, выстилающих смоляные ходы, и узелковыми поперечными стенками клеток тяжевой паренхимы. Кроме того, у *K. primoryense* двурядные поры только супротивные, и в описании не указан диаметр пор на тангентальных стенках трахеид (см. таблицу).

Однако в палеоботанической литературе известны и другие ископаемые древесины, имеющие только вертикальные смоляные ходы. Они были описаны под ро-

Сравнительная характеристика анатомического строения древесины *Keteleeria zhilinii* Blokh. et O. V. Bondarenko sp. nov. и древесины современных и близких ископаемых видов кетелеерии

Анатомические признаки	*Keteleeria zhilinii* sp. nov.	*Keteleerioxylon primoryense* Blokh. (Блохина; Климова, 2000; Blokhina, Klimova, 2000)	*Keteleeria mabetiensis* (Watari) Watari, 1941, 1956	*Keteleeria davidiana* (Bertand) Beissner (Bailey, 1933; Будкевич, 1961; Грегуш, 1963; Чавчавадзе, 1975)	*Keteleeria evelyniana* Masters (Будкевич, 1961)	*Keteleeria fortunei* (Andr, Murray) Carr. (Яценко-Хмелевский, 1954; Будкевич, 1961; Грегуш, 1963)
Поры на радиальных стенках трахеи:						
однорядные	+	+	+	+	+	+
двурядные	+—	+	+	+	+	+
трехрядные	—	—	+—	+—	—	—
четырехрядные	—	—	—	+—	—	—
диаметр пор (мкм)	(10)12—18(24)	12—18	?	(10)12—15(16)	15—21	12—15(16)
Расположение многорядных пор:						
супротивное	+	+	+	+	?	?
очередное	+—	—	+—	+—	?	?
Крассулы	+—	+	+	+	+—	?
Поры на тангентальных стенках трахеид:	+—	+—	+	+—	+	+—
диаметр пор (мкм)	4.5—6	?	?	6—8(9)	6—7	6—8(10)
Однорядные лучи:						
высота (в клетках)	1—25	1—40	1—36	1—30(34)	1—30	1—40
количество двурядных слоев	1—3(4)	1—4(10)	1—4	1—8	+—	+
Краевые лучевые клетки по типу лучевых трахеид	+	+	+	+	+	+
Поперечные стенки клеток тяжевой паренхимы:						
гладкие	+	+	?	?	?	?
узелковые (количество узелков)	2—3	—	+	+	?	+
Вертикальные смоляные ходы:						
количество клеток эпителия	(5)6—7(8)	(5)6—8(10)	?	6—7(8—11)	6	6—8
расположение ходов —						
в ранней древесине	++	+	?	+	+	?
в поздней древесине	+	—	?	+	+	?
Поровость полей перекреста:						
количество пор	1—4(5)	1—3(5)	1—4(5)	1—3(6)	1—4	1—4(6)
диаметр пор (мкм)	6—9	6—7.5	?	(4)5—8(12)	?	4—6
тип пор —						
таксодиоидные	+	+	+	++	+	+
пицеоидные	—	—	+—	+	?	?
пиноидные	—	—	—	+	—	—

Примечание. (+) — признак присутствует, (—) — отсутствует, (++) — преобладает, (+—) — встречается редко, (?) — нет данных.

довыми названиями *Pinoxylon* Knowlton emend. Read. или *Protopiceoxylon* Gothan (цит. по: Medlyn, Tidwell, 1979). Некоторые из этих ископаемых древесин имеют краевые лучевые клетки по типу лучевых трахеид или даже настоящие лучевые трахеиды. Тем не менее у всех древесин *Pinoxylon* и *Protopiceoxylon* иногда присутствует типично араукариоидная (сомкнуто-очередная) поровость стенок трахеид. располагающаяся отдельно от абиетоидной, т. е. на стенках других трахеид. Такой тип поровости был весьма характерен для древесин мезозоя. Кроме того, у некоторых древесин нет тяжевой паренхимы или клетки эпителия смоляных ходов тонкостенные, у других встречаются травматические горизонтальные смоляные ходы. По мнению Яценко-Хмелевского (1954), эти древесины — остатки вымерших хвойных, имеющих несомненную связь с современными сосновыми. Согласно Bailey (1933) и D. Medlyn et W. Tidwell (1979), некоторые из них, возможно, могут рассматриваться в качестве отдаленных предковых форм *Keteleeria*. Необходимо отметить, что древесины, описанные как *Pinoxylon* и *Protopiceoxylon*, происходят из средней юры—нижнего мела, за исключением *Pinoxylon parenchymatosum* Süss (Süss, Velitzelos, 1993), *P. paradoxum* Süss и *P. pseudoparadoxum* Süss (Süss, Velitzelos, 1994) из верхнего олигоцена—нижнего миоцена Греции. Однако, если у *P. parenchymatosum*, возможно, и наблюдается некоторая связь с *Keteleeria*, то *Pinoxylon paradoxum* и *P. pseudoparadoxum* не имеют к ней никакого отношения.

Исходя из того что исследованная ископаемая древесина имеет все характерные признаки анатомического строения древесины современного рода *Keteleeria* и принимая во внимание молодой (плиоценовый) возраст изученных древесных остатков, ее следует описать как древесину нового вида именно рода *Keteleeria* — *K. zhilinii* sp. nov.

Материал. Колл. 20а, обр. № 20а/81 (голотип).

Местонахождение. Южное Приморье; Павловское буроугольное месторождение, угольный разрез Павловский-2; суйфунская свита, плиоцен.

Благодарности

Авторы выражают благодарность президиуму РАН за финансовую поддержку работы (проект 04-1-П12-009 программы «Научные основы сохранения биоразнообразия России» и проект 04-1-П25-053 программы «Происхождение и эволюция биосферы») и К. П. Новиковой (БПИ ДВО РАН) за фотопечать.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахметьев М. А. Миоценовая флора Сихотэ-Алиня (р. Ботчи). М., 1973. 124 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 247).

Ахметьев М. А. Олигоценовые и миоценовые флоры юга Дальнего Востока СССР как показатели климатической обстановки // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1974. № 4. С. 134—143.

Ахметьев М. А. Кайнозойские флоры Восточного Сихотэ-Алиня. Препринт. М., 1988. 48 с.

Блохина Н. И., *Климова Р. С.* Кетелеерия из третичных отложений Среднего Сихотэ-Алиня (Приморье) // Палеонтол. журн. 2000. № 1. С. 96—106.

Будкевич Е. В. Древесина сосновых. М.; Л., 1961. 152 с.

Варнавский В. Г., *Седых А. К.*, *Рыбалко В. И.* Палеоген и неоген Приамурья и Приморья. Владивосток, 1988. 184 с.

Грегуш П. Определитель древесины голосеменных по микроскопическим признакам. М., 1963. 184 с.

Мамонтова И. Б. Миоценовая флора Амуро-Зейской депрессии // Стратиграфия кайнозойских отложений Дальнего Востока. Владивосток, 1977а. С. 35—41.

Мамонтова И. Б. Палинологические исследования палеогеновых и неогеновых отложений Южного Приморья // Стратиграфия кайнозойских отложений Дальнего Востока. Владивосток, 1977б. С. 90—94.

Мамонтова И. Б. Развитие голосеменных в кайнозое Амуро-Зейской депрессии // Стратиграфия и флора континентального неогена Дальнего Востока. М., 1979. С. 14—21.

Павлюткин Б. И. К вопросу о возрасте суйфунской свиты (Южное Приморье) // Тихоокеанская геология. 1998. Т. 17. № 6. С. 37—45.

Павлюткин Б. И., Петренко Т. И., Белянина Н. И. Новые данные о возрасте суйфунской и усть-суйфунской свит (Западное Приморье) // Тихоокеанская геология. 1988. № 4. С. 92—100.

Решения IV Межведомственного регионального стратиграфического совещания по докембрию и фанерозою юга Дальнего Востока и Восточного Забайкалья. Региональная стратиграфическая схема палеогеновых и неогеновых отложений материковой части Дальнего Востока. Хабаровск, 1994. Схема 37. С. 1—34.

Рыбалко В. И., Овечкин В. Н., Климова Р. С. Кайнозойские базальтоиды амгинской серии (Северо-Восточное Приморье) // Сов. геол. 1980. № 12. С. 59—71.

Фрадкина А. Ф., Гусев Г. С., Гриненко О. В. и др. Регион XXIV. Северо-Восток России (Якутия, Чукотка) // Геологические и биотические события позднего эоцена — раннего олигоцена на территории бывшего СССР. Часть 1: Региональная геология верхнего эоцена и нижнего олигоцена / Под ред. В. А. Крашенинникова, М. А. Ахметьева. М., 1996. 314 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 489).

Чавчавадзе Е. С. Изменение с возрастом морфологических признаков паренхимы вторичной древесины сосновых (*Pinaceae*) // Вопросы сравнительной морфологии семенных растений. Л., 1975. С. 165—190.

Чавчавадзе Е. С. Древесина сосновых. Л., 1979. 101 с.

Челебаева А. И., Синельникова В. Н., Егорова И. А., Лупикина Е. Г. Миоценовая флора бухты Нагаева и некоторые вопросы корреляции континентальных отложений Камчатки и Северо-Востока СССР // Стратиграфия и флора континентального неогена дальнего Востока. М., 1979. С. 30—82.

Шилкина И. А. Древесина нового рода и вида хвойных из нижнемеловых отложений Земли Франца-Иосифа // Палеонтол. журн. 1960. № 1. С. 113—117.

Шилкина И. А. Ископаемые древесины Северной Евразии // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 150—157.

Яценко-Хмелевский А. А. Древесины Кавказа. I. Ереван, 1954. 674 с.

Bailey I. W. The cambium and its derivative tissues. VII. Problems in identifying the wood of Mesozoic *Coniferae* // Ann. Bot. 1933. Vol. 47. N 185. P. 145—157.

Blokhina N. I., Klimova R. S. Keteleeria from the Tertiary deposits of the Middle Sikhote-Alin (Primory'e) // Paleontol. J. 2000. Vol. 34. N 1. P. 105—112.

Farjon A. A Second revision of the genus *Keteleeria* Carrière (Taxonomic notes on *Pinaceae* II) // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1989. Vol. 46. N 1. P. 81—99.

Flora of China. Vol. 4. (*Cycadaceae* to *Fagaceae*) / Ed. by Wu Zhengyi, Raven P. H. St. Lois, 1999. 454 p.

Greguss P. Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest, 1955. 308 S.

Medlyn D. A., Tidwell W. D. A revision of the genus *Protopiceoxylon* with emphasis on North American aspects // Can. J. Bot. 1979. Vol. 57. N 13. P. 1451—1463.

Süss H., Velitzelos E. Eine neue *Protopinaceae* der Formgattung *Pinoxylon* Knowlton emend. Read, *P. parenchymatosum* sp. nov., aus tertiären Schichten der Insel Limnos. Griechenland // Fedd. Repert. 1993. Bd 104. Lfg 5—6. S. 335—341.

Süss H., Velitzelos E. Zwei neue tertiäre Hölzer der Gattung *Pinoxylon* Knowlton emend. Read aus dem versteinerten Wald von Lesbos, Griechenland // Fedd. Repert. 1994. Bd 105. Lfg 7—8. S. 403—423.

Tanai T. Neogene floral change in Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. IV. 1961. Vol. 10. P. 119—398.

Watari S. Studies on the fossil woods from the Tertiary of Japan. I. Fossil woods from the River Mabeti, Anatai Village, Ninohe District, Iwate Prefecture // Jap. J. Bot. 1941. Vol. 11. N 4. P. 385—416.

Watari S. Some abietinean woods from the Tertiary of Japan // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. Sect. III. Botany. 1956. Vol. 6. N 9. P. 419—437.

SUMMARY

The new species *Keteleeria zhilinii* Blokhina et O. V. Bondarenko is distinguished by anatomical peculiarities of the petrified wood from the Pliocene of Primory'e (Russian Far East). The wood is collected in the Pavlovskiy Brown Coal Basin (35 km north-east of Ussuriysk), the Pavlovskiy-2 coal extraction, Suifunskaya Suite. The wood of the new species shows features typical of the extant genus

Keteleeria Carr. (*Pinaceae*). Among fossil woods, it shows much similarity with *Keteleerioxylon primoryense* Blokhina from the Oligocene — Miocene of Primory'e and *Keteleeria mabetiensis* (Watari) Watari from the early Miocene of Japan.

УДК 561.772.3(571 : 66) : 551.78 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 6

© И. А. Ильинская,[1] А. И. Челебаева[2]

ИСКОПАЕМЫЙ ВИД *AESCULUS KAMTSHATICA* (*HIPPOCASTANACEAE*)

I. A. ILJINSKAJA, A. I. CHELEBAEVA. THE FOSSIL SPECIES *AESCULUS KAMTSHATICA* (*HIPPOCASTANACEAE*)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[2] Геологический институт РАН
109017 Москва, Пыжевский пер., 7

Поступила 15.12.2004

В процессе подготовки 5-го тома издания «Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств» выяснилось, что листья вида *Saurauia kamtshatica*, описанного из палеоцена Камчатки, существенно отличаются от листьев рода *Aesculus*. На этом основании он был исключен из рода *Saurauia* и перенесен в род *Aesculus* под названием *A. kamtshatica* comb. nov.

Ключевые слова: *Aesculus*, *Saurauia*, палеоцен, Камчатка.

Saurauia kamtshatica Cheleb. et Chigaeva описана из ткаправаямской свиты палеоцена Западной Камчатки. В ее первоописании было отмечено, что «*S kamtshatica* обнаруживает значительное сходство с современной *S. punduana* Wall., обитающей в Гималаях, отличаясь главным образом меньшим числом вторичных жилок» (Челебаева, Братцева, 1985: 188). Однако ревизия этого вида, предпринятая в связи с подготовкой 5-го тома издания «Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств, выявила, что *S. kamtshatica* отличается от *S. punduana* Wall. еще целым рядом существенных признаков. Во-первых, характером зубцов — у *S. kamtshatica* они имеют выпуклую базальную сторону и очень короткую прямую апикальную сторону, или она полностью редуцирована, тогда как у *S. punduana* базальная сторона зубцов вогнуто-выпуклая или прямая, верхушка зубца клювовидно загнутая с мозолистым утолщением на конце, что наблюдается и у других видов рода *Saurauia*, а у некоторых видов она оттянута в острие, как например у *S. pendula* Bl. Во-вторых, у *S. kamtshatica* главная жилка равна по толщине черешку, тогда как у *S. punduana* черешок толще главной жилки в 1.5—2 раза, а иногда и больше. В-третьих, вторичные жилки у *S. kamtshatica* проходят от главной жилки до края листа, не меняя своей толщины, а у края листочка круто загибаются вверх, образуя четкую параллельную ему дугу, а за ней следует ряд тонких убывающих петель, тогда как у *S. punduana* вторичные жилки несколько истончаются при удалении от главной жилки и, не доходя 0.3—1.2 см до края листочка, отдают вниз под острым, реже под почти прямым углом прямое ответвление, почти равное по толщине вторичной жилке, оканчивающееся краспедодромно в зубце и соединяющее ее с концом дуги соседней снизу вторичной жилкой в 0.2—0.3 см от края листочка. Кроме того, у *S. kamtshatica* вторичные жилки в верхушке листа сближенные и отходят от главной жилки под бо́льшим углом, чем в средней части листочка, тогда как у *S. punduana*, как и у остальных видов *Saurauia*, вторичные жилки в верхушке листа более редкие и отходят под меньшим углом, чем в средней части листа, а третичные жилки у *S. kamtshatica* перпендикулярны к вторичным в нижней части листа и перпендикулярны или проходят косо к вторичным в верхней части листа, в то время как у *S. punduana* все третичные жилки проходят косо ко вторичным жилкам. По всем указанным признакам и по числу вторичных жилок листья *S. kamtshatica* совпадают с листочками современных *Aesculus parviflora* Walt. (= *A. macrostachya* Michx.) и *A. pavia* L., распространенных на юго-востоке Северной Америки, отличаясь от них более длинным черешочком и более широким усеченным основанием листочка у голотипа. Однако такие длинные черешочки (до 4 см) обнаружены у *A. octandra* Marsh. (Herb. Fischer (LE)), а что касается основания листочка, то более узкое усеченное основание встречается у *A. parviflora* (табл. I, *3*), а такое же широкое встречено у *A. californica* (Spach.) Nutt. (табл. I, *4*), между тем как основание изотипа *S. kamtshatica* (табл. II, *1*) идентично обычному основанию листочков *A. parviflora* (табл. II, *3*) и *A. pavia* (Krüssman, 1960, Taf. 23, *b*).

В результате сравнительного анализа морфологии листьев *Saurauia kamtshatica*, *S. punduana* и листочков *Aesculus parviflora*, *A. pavia*, а также *A. californica* и *A. octandra* представляется очевидным, что *Saurauia kamtshatica* принадлежит не к роду *Saurauia*, а к роду *Aesculus*, вследствие чего нами дается новая комбинация:

Aesculus kamtshatica (Cheleb. et Chigaeva) Iljinskaja et Cheleb. comb. nov. — *Saurauia kamtshatica* Cheleb. et Chigaeva in Челебаева, Братцева, 1985. К климатостратиграфии палеогена по палеофлорам (Север Тихоокеанской обл. и смежные районы): 187, рис. 6, фиг. 1, 2; Челебаева в Гладенков и др. 1997. Нижний палеоген Западной Камчатки: табл. 3″, фиг. 3, рис. 55, фиг. 3, рис. 56, д.

Голотип: отпечаток листочка, палеоцен, ткаправаямская свита, бухта Тануингинан, образец 36, коллекция 8208 [Государственный геологический музей им. В. И. Вернадского], Челебаева, Братцева, 1985, l. с., рис. 6, 1; Челебаева в Гладенков и др. 1997 l. с.: табл. 3″, фиг. 3, рис. 55, фиг. 3 (табл. I, *1*, *2*; III, *1*).

Приводим детальное описание вида.

Листочки крупные, 16—20 см дл. и 6—16 см шир. продолговато-обратнояйцевидные; основание округло-клиновидное (табл. II, *1*; III, *2*) или широкоусеченное, слегка сердцевидное, верхушка острая; черешочек около 1 мм толщ. и до 3.5 см дл., в основании мозолистоутолщенный. Край равномерно пильчатый, зубцы в числе 3—4 на 1 см с длинной выпуклой базальной стороной и очень короткой прямой апикальной стороной, или она полностью редуцирована (табл. II, *2*). Главная жилка прямая, в основании по толщине равна черешочку, в верхней части листа заметно утончающаяся. Вторичные жилки в числе 14—23 пар, нитевидные, супротивные или попарно сближенные, редко очередные, в основании и в кончике листочка сближенные, в основании листочка они развернуты на 180°, в средней части — на 120°, а в верхушке — на 150°, дуговидно изогнутые, а у края круто дуговидно загибающиеся и образующие четкую дугу, почти параллельную краю листа, и внезапно истончающиеся и переходящие в ряд тонких убывающих петель. Третичные жилки паутиновидные, большей частью прямые, перпендикулярные вторичным, реже — косо к ним проходящие и очень редко — разветвленные (табл. I, *2*). Местами видны ячейки, образованные жилками 4-го порядка.

A. kamtshatica отличается от наиболее сходного современного вида *A. parviflora* значительно более тонкими жилками 3-го и 4-го порядков, которые совершенно отчетливые у современного вида (табл. IV), и более крупными зубцами (табл. II, *2*, *4*). От ранее выявленного в палеоцене Западной Камчатки *A. magnifica* (Knowlt.) Iljinskaja (Челебаева, 1991 : 113, табл. II, фиг. 6, 7, табл. XV, фиг. 3—5) описываемый вид отличается округло-клиновидным или широким срезанным основанием листочков и вторичными жилками, которые в основании листочка сильно сближены и развернуты на 180°, а в верхней части листочка дуговидно изогнуты.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49691).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Челебаева А. И. Описание растений // Гладенков Ю. Б. и др. Эоцен Западной Камчатки. М., 1991. С. 76—119 (Тр. ГИН РАН. Вып. 467).

Челебаева А. И. Описание растений // Гладенков Ю. Б. и др. Нижний палеоген Западной Камчатки (стратиграфия, палеогеография, геологические события). М., 1997. С. 141—247 (Тр. ГИН РАН. Вып. 488).

Челебаева А. И., Братцева Г. М. К климатостратиграфии палеогена по палеофлорам (Север Тихоокеанской области и смежные районы) // Корреляция кайнозойских толщ Дальнего Востока. М., 1985. Ч. 2. С. 157—201.

Krüssman G. Handbuch der Laubgehölze. Berlin, Hamburg, 1960. Bd I. 495 S.

SUMMARY

In the course of preparation of the fifth volume of the edition «Fossil angiosperms of Russia and adjacent countries» in became certain that the species *Saurauia kamtshatica* Cheleb. et Chigaeva described from the Palaeocene of Kamchatka differs considerably from the leaves of *Saurauia* and shows a strong resemblance to the leaflets of *Aesculus*, especially *A. parviflora* Walt. and *A. octandra* Marsch. On that ground, it has been excluded from the genus *Saurauia* and transferred to the *Aesculus* under the name *A. kamtshatica* (Cheleb. et Chigaeva) Iljinskaja et Cheleb. comb. nov.

УДК 561.43 : 551.736.3 (471.0) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 6

© А. В. Гоманьков

О ПРЕДСТАВИТЕЛЯХ РОДА *DOLIOSTOMIA* (*CARDIOLEPIDACEAE, PELTASPERMALES*) ИЗ ВЕРХНЕПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ЮЖНОГО ПРИУРАЛЬЯ

A. V. GOMANKOV. ON THE REPRESENTATIVES OF *DOLIOSTOMIA* (*CARDIOLEPIDACEAE, PELTASPERMALES*) FROM THE TATARIAN OF THE SOUTHERN CIS-URALS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-34-12
E-mail: gomankov@mail.ru
Поступила 09.02.2005

По отпечатку с фитолеймой описывается лист голосеменного растения (пельтаспермового птеридосперма) из местонахождения Александровка (верхнетатарский подъярус Оренбургской обл.). По морфологии листовой пластинки он может быть отнесен к роду *Doliostomia*, а по эпидермальной структуре оказывается идентичным дисперсной кутикуле, описанной ранее как *Phylladoderma* (*Aequistomia*) *kazanica*. На основании этого предлагается новая комбинация *Doliostomia kazanica* comb. nov. Стратиграфическое распространение рода *Doliostomia* обсуждается в связи с проблемой происхождения гинкговых.

Ключевые слова: *Cardiolepidaceae*, морфология, лист, эпидерма, татарский ярус.

Целью настоящей статьи является исследование остатков листьев ископаемых голосеменных растений из рода *Doliostomia*, найденных в позднепермских отложениях на территории Оренбургской обл. При датировке ископаемых здесь и далее мы будем опираться на схему стратиграфического расчленения верхнего отдела

Схема стратиграфического расчленения верхнепермских отложений Русской платформы

Система	Отдел	Ярус	Подъярус	Горизонт
Пермская	Верхний	Татарский	Верхний	Вятский
				Вишкильский
			Нижний	Уржумский
		Казанский	Верхний	
			Нижний	
		Уфимский		Шешминский
				Соликамский

пермской системы, действующую на территории Русской платформы, принятую Межведомственным стратиграфическим совещанием 1990 г. (Решения..., 1990) и в дальнейшем несколько усовершенствованную нами (Гоманьков, 2002). Схема эта приведена в таблице.

Род *Doliostomia* был впервые выделен С. В. Мейеном (Гоманьков, Мейен, 1986) по отпечаткам листьев с фитолеймами из верхнетатарских отложений севера Европейской России. В составе рода было описано два вида: *D. krassilovii* S. Meyen и *D. pechorica* S. Meyen, различающихся деталями эпидермальной структуры. Материалом для вида *D. krassilovii* послужили 5 экз. листьев и 3 экз. дисперсных кутикул, происходящих из скважины № 4 (Титово), пробуренной в 1967 г. Северо-Западным геологическим управлением в Вологодской обл. на левом берегу р. Енгит (приток р. Юзы) примерно в 1.5 км к северу от д. Титово, с глубины 138—144.4 м (местонахождение Титово, рис. 1). На основании сопутствующей фауны, а также сопоставления с другими местонахождениями севера Русской платформы это местонахождение уверенно относится к середине вятского горизонта верхнетатарского подъяруса (Гоманьков, Мейен, 1986; Гоманьков, 2002). К тому же виду *D. krassilovii* Мейеном были отнесены две дисперсные кутикулы, найденные в овраге, впадающем справа в ручей Большая Залазна (правый приток р. Белой, крайний восток Кировской обл.) в его верховьях, примерно в 11 км юго-восточнее пос. Залазна (местонахождение Залазна). Растительные остатки встречаются здесь в гальках, слагающих конгломераты предположительно раннетриасового возраста, и, очевидно, являются переотложенными.

Вид *D. pechorica* был описан по большому числу экземпляров, происходящих из скважины № 171 (Песчанка), пробуренной в 1964 г. Тиманской геологоразведочной партией на правом берегу р. Печоры в 13.5 км (по прямой) ниже г. Печора, с глубины 351.6—377 м (местонахождение Песчанка). Остатков ископаемой фауны в этом местонахождении обнаружено не было, и его возраст устанавливается исключительно на фитостратиграфической основе — путем сопоставления с другими местонахождениями флоры на Русской платформе. Вместе с *D. pechorica* здесь были найдены остатки *Phylladoderma trichophora* S. Meyen — вида, известного из местонахождения Исады на р. Сухоне, которое относится к верхней части вишкильского горизонта верхнетатарского подъяруса. Кроме того, выше и ниже по разрезу были найдены сульцивные кордаиты,[1] также характерные для вишкильского горизонта (Гоманьков, 2002).

---

[1] Термин «сульцивные кордаиты» был введен Мейеном (1966) для обозначения растений, впоследствии отнесенных к сем. *Vojnovskyaceae* порядка *Cordaitanthales* (Мейен, 1990), у которых поверхность листьев исчерчена многочисленными мелкими бороздками, маскирующими жилкование. В верхнепалеозойских толщах Сибири сульцивные кордаиты имеют четко ограниченное стратиграфическое распространение и играют важную роль в стратиграфических корреляциях разрезов.

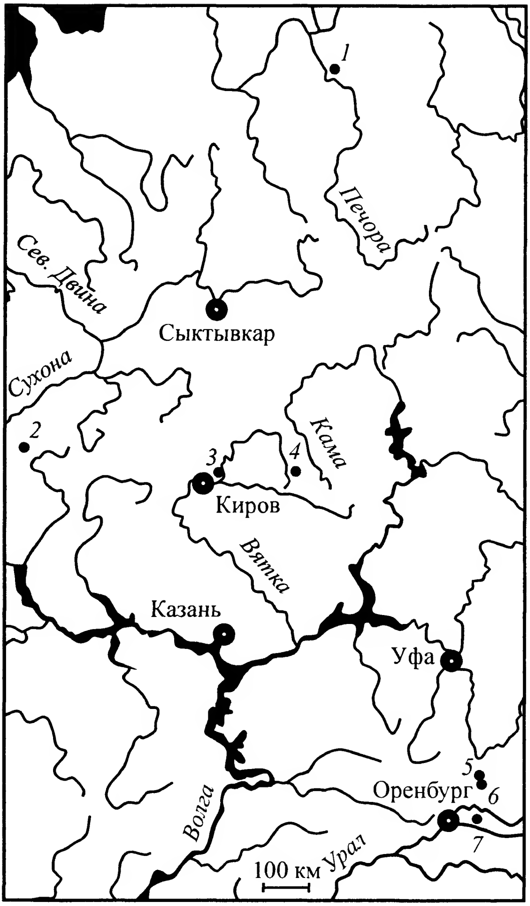


Рис. 1. Местонахождение рода *Doliostomia* на территории Европейской России.

1 — Песчанка, *2* — Титово, *3* — Шихово-Чирки, *4* — Залазна, *5* — Бекечево, *6* — Александровка, *7* — Вязовка.

Таким образом, можно констатировать, что до настоящего времени было известно два вида рода *Doliostomia*. Один из них — *D. krassilovii* — был характерен для вятского горизонта Субангарской палеофлористической области (Meyen, 2002), а другой — *D. pechorica* — для временных аналогов верхней части вишкильского горизонта Печорской провинции Ангарской палеофлористической области. *D. krassilovii* указывалась (Есаулова, 1998; Гоманьков, 2002) в качестве характерного вида вятского горизонта Русской платформы.

Согласно Мейену, род *Doliostomia* характеризуется листьями, дихотомически делящимися на линейные или узко-клиновидные доли. Эпидерма листьев отличается беспорядочно разбросанными югатоцитными, сильно погруженными устьицами с бочонкообразной устьичной ямкой. Мейен отмечал сходство в эпидермальной структуре *Doliostomia* и *Phylladoderma* subgen. *Aequistomia* настолько сильное, что в небольших фрагментах (при отсутствии сведений о морфологии листа) эти таксоны легко спутать. Именно благодаря этому сходству род *Doliostomia* был отнесен к сем. *Cardiolepidaceae* порядка *Peltaspermales*.

Материал и методы

Два экземпляра, которые можно отнести к роду *Doliostomia*, были обнаружены нами в коллекциях позднепермских (позднетатарских) растений из Южного Приуралья. Один из них (№ 28/1850) был найден в 2002 г. Д. Е. Щербаковым (Палеонтологический институт РАН) в местонахождении Александровка (Оренбургская обл., Тюльганский р-н, левый берег р. Купля, у бывшей д. Ново-Александровка, в 3 км севернее центра д. Руднево). Это местонахождение ископаемых растений, открытое в 1960-х годах В. П. Твердохлебовым (НИИ Геологии при Саратовском государственном университете), было затем подробно изучено Мейеном (Мейен, Твердохлебов, 1966; Гоманьков, Мейен, 1986). Его фитоориктоценоз содержит много растений, характерных для татариновой флоры: *Peltaspermopsis buevichiae* (Gomankov et S. Meyen) Gomankov, *Permotheca striatifera* S. Meyen et Gomankov, *Tatarina olferievii* S. Meyen, *T. conspicua* S. Meyen, *Pursongia* cf. *amalitzkii* Zalessky. Но, с другой стороны, в Александровке встречаются кордаиты, причем не только сульцивные (*Cordaites clercii* Zalessky, *Crassinervia* sp., *Samaropsis irregularis* Neuburg), но и столь архаичные для татарского века формы, как род *Rufloria*. Сопутствующая фауна остракод, по заключению И. И. Молостовской (НИИ Геологии при Саратовском государственном университете), указывает на позднетатарский возраст (без уточнения горизонта). Совокупность этих данных позволяет, вероятно, говорить о принадлежности местонахождения Александровка к вишкильскому горизонту, хотя, возможно, что оно несколько древнее, чем Песчанка.

Второй изученный нами экземпляр *Doliostomia* (№ 24/1851) был найден в 1987 г. Твердохлебовым в местонахождении Вязовка (Оренбургская обл., Первомайский р-н, правый борт Вязовского оврага, впадающего справа в долину р. Урал, в 1.5 км к северо-востоку от д. Вязовка). Возраст главного флороносного слоя в этом местонахождении раньше считался довятским (Путеводитель..., 1967; Гоманьков, Мейен, 1986), однако затем он был пересмотрен (Твердохлебов и др., 1989), и сейчас считается, что этот слой относится к нижней части вятского горизонта (Гоманьков, 2002). Следовательно, можно полагать, что возраст местонахождения Вязовка примерно тот же самый (может быть, чуть более древний), что и местонахождения Титово.

Оба экземпляра *Doliostomia* сохранили пригодную для мацерации фитолейму, которая подвергалась стандартной обработке в смеси Шульце с последующей промывкой аммиаком. Выделенные в процессе мацерации кутикулы заделывались в постоянные препараты на глицерин-желатине для изучения в световом микроскопе или же на двустороннем скоче монтировались на столики для изучения в сканирующем электронном микроскопе. Некоторые изображения кутикул в световом микроскопе были получены с помощью микротеленасадки МТН-423, смонтированной на микроскопе «Amplival Carl Zeiss».

Результаты

Экземпляр *Doliostomia* из Вязовки (рис. 2; табл. I, *1*, *2*) может быть отнесен к виду *D. pechorica*, хотя по своему географическому и стратиграфическому положению (вятский горизонт Субангарской обл., сравнительно далеко от границы с Ангарской обл.) он ближе к *D. krassilovii*. Тем самым эта находка расширяет наши представления как о географическом, так и стратиграфическом распространении вида *D. pechorica*.

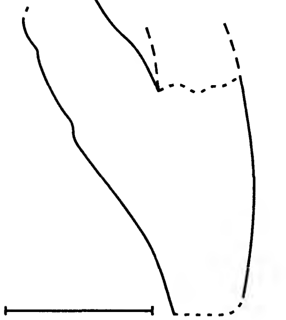


Рис. 2. *Doliostomia pechorica*, фрагмент листа.
Экз. № 24/1851. Местонахождение Вязовка. Масштабная линейка — 1 см.

Что касается экземпляра *Doliostomia* из Александровки, то он по своим эпидермальным признакам оказался идентичным дисперсным кутикулам, ранее описанным нами (Гоманьков, 1997) из местонахождения Шихово-Чирки (казанский ярус бассейна р. Вятки) как *Phylladoderma kazanica.* Таким образом, находка из Александровки позволяет перенести данный вид в род *Doliostomia* и существенно расширяет наши знания о морфологии и стратиграфическом распространении всего этого вида.

Ниже приводится описание вида *Doliostomia kazanica* (Gomankov) Gomankov, comb. nov. Оригиналы хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова БИН РАН (LE).

Отдел *PINOPHYTA*

Класс *GYMNOSPERMAE*

Подкласс *GINKGOOPSIDA*

Порядок *PELTASPERMALES*

Сем. ***CARDIOLEPIDACEAE*** S. Meyen, 1977

Род. *DOLIOSTOMIA* S. Meyen, 1986

Doliostomia S. Meyen: Гоманьков, Мейен, 1986, с. 110—111.

Типовой вид. *Doliostomia krassilovii* S. Meyen, верхняя пермь, татарский ярус, вятский горизонт; север Русской платформы.

Исправленный диагноз. Листья дихотомически (иногда трихотомически) делятся не менее 4 раз. Доли последнего и предпоследнего порядков линейные, доли более низких порядков клиновидные. Доли последнего порядка с закругленными верхушками и единственной жилкой. Эпидерма обеих сторон листа изогональная. Устьица югатоцитные, разбросаны беспорядочно, иногда образуют неотчетливые полосы или ряды. Устьичные ямки глубокие, их боковые стенки выполнены кутикулой без швов побочных клеток. Замыкающие клетки почти не кутинизированы или имеют бабочковидную кутинизацию, но без полярных концов, оттянутых в форме «ласточкиных хвостов».

Emended diagnosis. Leaves divided dichotomously (sometimes trichotomously) at least four times. Lobes of ultimate and penultimate orders linear, those of lower orders wedgeshaped. Lobes of ultimate order with rounded apex and single vein. Epidermis at both sides of leaf isogonal. Stomata jugatocytic, mostly randomly dispersed and only seldom forming indistinct stomatal rows or bands. Stomatal pits deep, their lateral walls covered by cuticle without sutures of subsidiary cells. Guard cells almost non cutinized or with butterfly-like cutinization but without polar ends in form of «swallow tails».

Сравнение. По строению эпидермы *Doliostomia* очень близка к другому роду кардиолепидиевых — *Phylladoderma*, и особенно к его подроду *Aequistomia*, так что в мелких фрагментах эти таксоны трудно отличить друг от друга. Отличия заключаются в форме листовой пластинки: у представителей рода *Phylladoderma* она всегда цельная и лишь иногда наблюдается выемчатая верхушка.

Замечания. Дихотомическим делением листовой пластинки *Doliostomia* напоминает некоторые роды гинкговых (*Baiera*, *Sphenobaiera*), лептостробовых (*Czekanowskia*, *Hartzia*, *Sphenarion*) и пельтаспермовых (*Kirjamkenia*), а также некоторые роды неопределенного систематического положения (*Psygmophyllum*, *Kalantarium*, *Torellia*, *Pseudotorellia*), но отличается от них эпидермальным строением: ни один из перечисленных родов не имеет сильно погруженных югатоцитных устьиц без швов побочных клеток на боковых стенках устьичной ямки. В литературе описано большое число родов дихотомирующих листьев с неизвестным эпидермальным строением: *Ginkgophyllum*, *Ginkgoites*, *Ginkgophytopsis* и др. Особенно близок к *Doliostomia* по форме листовой пластинки род *Ginkgophyllum*. Возможно, что это разные формы сохранности одного и того же растения. Однако пока это невозможно доказать, *Ginkgophyllum* и другие роды с неизвестной эпидермальной характеристикой целесообразно сохранять в качестве самостоятельных формальных таксонов.

Видовой состав. *D. krassilovii* S. Meyen, *D. pechorica* S. Meyen и *D. kazanica* (Gomankov) Gomankov, comb. nov.

Геологическое и географическое распространение. Верхняя пермь, казанский и татарский ярусы Европейской России.

Doliostomia kazanica (Gomankov) Gomankov comb. nov.

Табл. I, *3*, *4*; табл. II, III; рис. 3

Phylladoderma (Aequistomia) kazanica Gomankov: Гоманьков, 1997, с. 35, табл. III, *1—4*.

Голотип — ГИН РАН, экз. № 4388/707-2 (Гоманьков, 1997, табл. III, *1—4*); Кировская обл., правый берег р. Вятки у д. Шихово-Чирки; верхняя пермь, верхний подъярус казанского яруса.

Исправленный диагноз. Трихоподии и папиллы отсутствуют. Антиклинальные стенки покровных клеток эпидермы почти не выражены на кутикуле. Устьица разбросаны беспорядочно. Устьичные ямки бочонкообразные, около 25 мкм глубиной. Замыкающие клетки имеют бабочковидную кутинизацию.

Emended diagnosis. Trichopodia and papillae absent. Anticlinal walls of nonstomatal cells of epidermis almost not expressed on cuticle. Stomata scattered. Stomatal pits barrel-shaped, about 25 mkm in depth. Guard cells with butterfly-like cutinization.

Описание. Экземпляр, найденный Щербаковым в Александровке, представлен отпечатком и противоотпечатком двух фрагментов листа с частично сохранив-

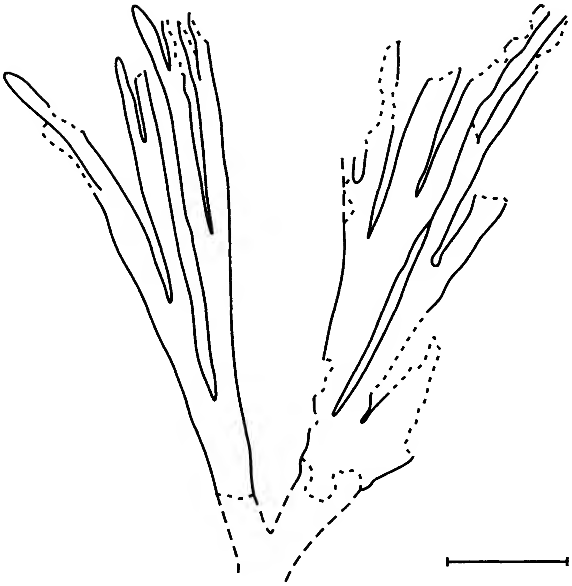


Рис. 3. *Doliostomia kazanica*, фрагмент листа.

Рисунок сделан по отпечатку (экз. № 28/1850) и противоотпечатку (экз. № 28A/1850). Местонахождение Александровка. Масштабная линейка — 1 см.

шейся фитолеймой. Расположение обоих фрагментов на штуфе не оставляет сомнения, что эти две лопасти (в дальнейшем интерпретируемые как доли 1-го порядка) одного дихотомирующего листа. Общая ширина листа у верхушки составляет около 5 см, в месте первой дихотомии — около 7 мм. Длина листа не менее 5 см. Лист дихотомирует, по меньшей мере, 4 раза, причем угол первой дихотомии существенно превышает углы последующих делений, что придает всему листу характерный двулопастный облик. Лопасти 2-го и 4-го порядков иногда налегают друг на друга. По-видимому, дихотомия была не вполне правильной, так как второе деление в правой (на рис. 3) лопасти носит характер скорее трихотомического, а не дихотомического. Конечные доли (4-го порядка) имеют линейную форму, закругленные верхушки и ширину 1—2 мм. Доли третьего порядка тоже линейные, шириной 2—3 мм. Доли 2-го порядка клиновидные, их ширина в основании составляет от 2 до 5 мм, а в месте 3-й дихотомии может достигать 6 мм. Доли первого порядка так же имеют клиновидную форму, но их нижние части не сохранились. Предположительно в основании они имели ширину около 3 мм, а к уровню 2-й дихотомии расширялись до 5—10 мм. Дихотомические деления одного порядка происходят на разных уровнях, благодаря чему длина долей варьирует очень сильно: 0.5—2, 2.1—2.6, 3.2—4 и 4.6—5.2 см в долях соответственно 4, 3, 2 и 1-го порядков.

Жилкование листа на имеющихся отпечатках не различимо.

Кутикула получена с обеих сторон листа, но в виде небольших фрагментов. Эпидермальное строение обеих сторон листа идентично с той только разницей, что плотность устьиц на одной из сторон (верхней?) меньше (28 на 1 мм^2), чем на другой (70 на 1 мм^2). Кутикула тонкая, антиклинальные стенки клеток почти не различимы, и лишь при изучении внутренней стороны кутикулы в сканирующем электронном микроскопе они намечаются кое-где в виде пологих четковидных валиков (табл. III, *5*). По-видимому, они были пористыми. Из-за слабой выраженности антиклинальных стенок о форме и расположении покровных клеток трудно сказать что-либо определенное; кажется, они собраны в довольно правильные ряды. Какая-либо орнаментация на периклинальных стенках покровных клеток отсутствует. Устьица югатоцитные (табл. III, *4*), разбросаны беспорядочно (табл. II, *1*, *2*; табл. III, *5*). Замыкающие клетки погружены на дно глубоких бочонкообразных устьичных ямок, овальных или округлых в поперечном сечении и достигающих 5—10 мкм в диаметре. Боковые стенки устьичных ямок кутинизированы и иногда при захоронении сплющиваются (табл. III, *2*), имитируя в проходящем свете дополнительное утолщение по краю устьичной ямки. Замыкающие клетки несут бабочковидную кутинизацию, характерную для всех кардиолепидиевых (табл. III, *1*, *2*), но без полярных концов, оттянутых в форме «ласточкиных хвостов» (Нейбург, 1960).

Сравнение. По эпидермальным признакам описываемый материал вполне идентичен дисперсной кутикуле, описанной нами ранее (Гоманьков, 1997) под видовым названием *Phylladoderma kazanica*, отличаясь от нее лишь несколько меньшей плотностью устьиц, особенно на верхней (?) стороне листа. Однако дихотомически расчлененная листовая пластинка позволяет с уверенностью отнести данный вид к роду *Doliostomia*. От других видов этого рода *D. kazanica* отличается почти полным отсутствием кутиновых ребер, отвечающих антиклинальным стенкам эпидермальных клеток, отсутствием папилл и трихоподиев на периклинальных стенках, а также хорошо выраженной бабочковидной кутинизацией замыкающих клеток.

Материал. Один экземпляр (отпечаток и противоотпечаток с фитолеймой) листа из местонахождения Александровка (татарский ярус Южного Приуралья).

Обсуждение

Полученные результаты существенно расширяют стратиграфический интервал распространения рода *Doliostomia*: если раньше он был ограничен верхнетатарским подъярусом, то теперь появление этого рода отодвигается по крайней мере на конец казанского яруса. Это обстоятельство позволяет по-новому взглянуть на некоторые татарские растения. Так, например, представляется вероятным, что к роду *Doliostomia* относятся листья из нижнетатарских отложений южной Башкирии (местонахождение Бекечево), определенные нами как *Ginkgophyllum* sp. (Гоманьков, 2002). Эти отпечатки листьев, лишенные фитолеймы, обнаруживают сильное морфологическое сходство как с представителями рода *Ginkgophyllum*, известными из Кузнецкого бассейна (Нейбург, 1948), так и с представителями *Doliostomia*. Тождественность обоих родов не может быть доказана, поскольку род *Ginkgophyllum* не имеет эпидермальной характеристики. Однако если принять такую тождественность в качестве рабочей гипотезы, то это расширяет географическое и стратиграфическое распространение рода *Doliostomia* еще больше. Типовой вид рода *Ginkgophyllum* — *G. grassertii* Saporta — был описан (Saporta, 1875) из нижнепермских отложений Лодэвского бассейна (Франция). И хотя М. Ф. Нейбург (1948) сомневалась в том, что ангарский вид *G. vsevolodii* Zalessky относится к тому же роду, что и еврамерийский *G. grassertii*, но отождествление на родовом уровне представителей *Doliostomia* даже только с *G. vsevolodii* уже сильно удревняет появление рода *Doliostomia* (а вместе с тем и всего семейства кардиолепидиевых), поскольку в Кузбассе *G. vsevolodii* известен начиная, по крайней мере, с верхнего карбона (Мейен, 1990).

В прошлом палеозойские голосеменные с дихотомирующей листовой пластинкой часто рассматривались как родственные гинкговым, на что указывают и родовые названия (*Ginkgophyllum*, *Ginkgoites*, *Ginkgophytopsis*), которые присваивались этим растениям. Существует даже тенденция (Наугольных, 2002) чуть ли не все такие растения «зачислять» в предки гинкговых. Однако, как убедительно показал Мейен (Meyen, 1984; Гоманьков, Мейен, 1986), гинкговые (пор. *Ginkgoales*, сем. *Ginkgoaceae*) возникли не раньше начала триаса, и их непосредственными предками были растения из сем. *Peltaspermaceae*, обладавшие простыми цельными листьями типа *Tatarina*. Листья же с дихотомирующей пластинкой «гинкгового типа» известны даже у праголосеменных и встречаются в палеонтологической летописи начиная с девона (Юрина, Путятина, 2000). Очевидно, подобный тип листвы возникал неоднократно и независимо в разных филетических линиях класса *Gymnospermae*. В позднем палеозое он был достаточно широко распространен и мог встречаться в разных группах голосеменных, не связанных друг с другом близким родством.

В частности, независимое возникновение дихотомирующей листовой пластинки с очень близкой морфологией можно предположить, по меньшей мере, внутри трех групп растений, встречающихся в ангарской (s. l.) флоре конца перми—начала триаса. Во-первых, это филогенетическая линия, связывающая семейства *Peltaspermaceae* и *Ginkgoaceae*, внутри которой первые дихотомирующие листья представлены родом *Kirjamkenia* (Садовников, 1983). Во-вторых, это сем. *Cardiolepidaceae* с родом *Doliostomia*, рассматриваемым в настоящей статье. И наконец, это лептостробовые, присутствие которых в татариновой флоре предполагалось нами ранее (Гоманьков, Мейен, 1986). К лептостробовым в этой работе условно относились линейные фрагменты листьев с характерной эпидермальной структурой, дихотомическое деление которых было гипотетичным. Однако в результате последних экспедиционных работ в местонахождении Александровка были найдены листья с аналогичной эпидермальной структурой (и, следовательно, относящиеся к лептостробовым), которые демонстрируют отчетливую дихотомию пластинки. Описание этих остатков будет представлено в отдельной статье.

Благодарности

Автор выражает свою искреннюю признательность Д. Е. Щербакову (ПИН РАН) и В. П. Твердохлебову (НИИ Геологии при Саратовском государственном университете) за предоставленные ими образцы, которые послужили материалом для настоящего исследования, И. И. Молостовской (НИИ Геологии при Саратовском государственном университете) за определение возраста местонахождений по фауне остракод, а также Л. И. Карцевой (БИН РАН) за возможность изучения материала на сканирующем электронном микроскопе и Г. И. Петровой (БИН РАН) за помощь в изготовлении фотографий.

Работа осуществлялась при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-05-64911).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гоманьков А. В. Дисперсные кутикулы из местонахождения Шихово-Чирки (казанский ярус р. Вятки) // Палеонтол. журн. 1997. № 2. С. 33—39.

Гоманьков А. В. Флора и стратиграфия татарского яруса Восточно-Европейской платформы: Автореф. дис. ... д-ра геолого-минералогических наук. М., 2002. 48 с.

Гоманьков А. В., Мейен С. В. Татариновая флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). М., 1986. 174 с.

Есаулова Н. К. Флора и фитозональная шкала верхней перми Волго-Уральской стратотипической области: Диссертация в форме научного доклада ... д-ра геолого-минералогических наук. Казань, 1998. 65 с.

Мейен С. В. Каменноугольные и пермские флоры Ангариды (обзор) // Мейен С. В. Теоретические проблемы палеоботаники. М., 1990. С. 131—223.

Мейен С. В., Твердохлебов В. П. О находках листостебельных мхов в пермских отложениях Южного Приуралья // ДАН. 1966. Т. 166. № 4. С. 924—927.

Наугольных С. В. Гинкго — история в четверть миллиарда лет // Природа. 2002. № 12. С. 62—71.

Нейбург М. Ф. Верхнепалеозойская флора Кузнецкого бассейна. М.; Л., 1948. 342 с.

Нейбург М. Ф. Пермская флора Печорского бассейна. Ч. 1. Плауновидные и гинкговые (*Lycopodiales* et *Ginkgoales*). М., 1960. 64 с.

Путеводитель экскурсии по верхнепермским и триасовым континентальным образованиям юго-востока Русской платформы и Приуралья. Саратов, 1967. 148 с.

Решения Межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы с региональными стратиграфическими схемами: Пермская система. Л., 1990. 48 с.

Садовников Г. Н. Новые данные о морфологии и анатомии рода *Kirjamkenia* // Палеонтол. журн. 1983. № 4. С. 76—81.

Твердохлебов В. П., Твердохлебова Г. И., Гоманьков А. В. Ландшафтные особенности Южного Приуралья в позднетатарское время // Палеофлористика и стратиграфия фанерозоя. М., 1989. С. 175—177.

Юрина А. Л., Путятина О. Н. Ревизия рода *Flabellofolium* (группа палеозойских растений с гинкгоподобными мегафиллами) и первые находки его живетских представителей в Центральном Казахстане // Палеонтол. журн. 2000. № 3. С. 103—110.

Meyen S. V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as evidenced by the fossil record // Bot. Rev. 1984. Vol. 50. N 1. P. 1—111.

Meyen S. V. On the Subangara palaeofloristic area of the Permian // Сб. памяти члена-корреспондента АН СССР, профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М., 2002. С. 232—246.

Saporta G. Sur la découverte de deux types nouveaux de Conifères dans les schistes permiens de Lodève (Hérault) // C. R. Acad. Sci. Paris. 1875. T. 80. P. 1017—1020.

SUMMARY

A leaf of the gymnospermous plant is described from Aleksandrovka (Upper Tatarian, Orenburg Region) under the name *Doliostomia kazanica* comb. nov. The stratigraphic distribution of *Doliostomia* is discussed in the context of the origin of *Ginkgoaceae*.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 069.51 : 582.893

© В. М. Виноградова

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ ТАКСОНОВ СЕМЕЙСТВА *APIACEAE* СИБИРИ И СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО КАЗАХСТАНА, ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА (LE). *AEGOPODIUM—STENOCOELIUM*

V. M. VINOGRADOVA. TYPE SPECIMENS OF *APIACEAE* TAXA FROM SIBERIA AND NORTH-EASTERN KAZAKHSTAN, KEPT IN HERBARIUM OF KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (LE). *AEGOPODIUM—STENOCOELIUM*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 21.10.2004

Приведен список (52 вида из 23 родов) типовых образцов сем. *Apiaceae* Сибири и Северо-Восточного Казахстана, хранящихся в Гербарии LE. Больше всего видов, приведенных в статье, было описано К. Ф. Ледебуром (26 видов) и Н. И. Турчаниновым (14 видов).

Ключевые слова: типовые образцы, голотип, лектотип, изотип, синтип, протолог, *Apiaceae*, Сибирь, Северо-Восточный Казахстан.

Настоящая публикация входит в серию статей, посвященных типовым образцам сем. *Apiaceae* (зонтичные), хранящимся в Гербарии LE (Виноградова, 1999, 2001, 2002а, б, 2003). Типовые образцы Гербария LE отбирались в отдельные хранилища начиная с 1930-х годов (Липшиц, Васильченко, 1968). Однако немало их осталось в общих фондах Гербария. Типовые образцы выделялись тогда нередко без обозначения категории типа (голотип, лектотип, изотип, синтип).

При изучении типовых образцов зонтичных из Сибири и Северо-Восточного Казахстана и уточнении категории типа на основе протолога мы использовали как образцы, выделенные ранее, так и обнаруженные нами в основных фондах.

В настоящей статье приводятся типовые образцы зонтичных, собранные в основном в Сибири К. Ф. Ледебуром, К. А. Мейером, А. А. Бунге, Н. И. Турчаниновым. К. Ф. Ледебур описал свои новые виды зонтичных в первом томе «Flora Altaica» (Ledebour, 1829). Однако в этой флоре имеются зонтичные, собранные в Северо-Восточном Казахстане, примыкающем к Алтайской горной цепи. Профессор Юрьевского университета К. Ф. Ледебур и его ученики А. А. Бунге и К. А. Мейер проводили совместные сборы растений на Алтае и в Казахстане в 1826 г. Их путешествие подробно отражено в труде, который был напечатан сначала на немецком языке в Берлине (Ledebour, 1829, 1830), а недавно этот труд переведен на русский язык и издан в Новосибирске под названием «Путешествие по Алтайским горам и Джунгарской Киргизской степи» (Ледебур, Бунге, Мейер, 1993). Пользуясь этой работой, мы имели возможность установить число и месяц сбора для ряда видов зонтичных, так как на гербарных этикетках, как правило, указан только год сбора растения. Образцы гербарных этикеток зонтичных, собранных Ледебуром и его спутниками, мы приводим в этой статье (см таблицу-вклейку). Большинство гербарных этикеток написаны крупным четким почерком К. А. Мейера. В то же время подпись внизу этикетки «Hb. Meyer» сделана рукой другого человека (Бородин, 1908). Реже встречаются этикетки с неразборчивым почерком К. Ф. Ледебура и А. А. Бунге.

Гербарий К. Ф. Ледебура в количестве 5000 экз. был приобретен Петербургским ботаническим садом в 1857 г. (Бородин, 1908; Липшиц, Васильченко, 1968). Этот материал был в свое время наклеен на гербарные листы, а в настоящее время размещен в секторах Средней Азии и Сибири Гербария LE. В моих статьях по типовым образцам семейства зонтичных Средней Азии, хранящимся в Гербарии LE (ссылки даны выше), были приведены только типовые образцы таксонов, описанных К. Ф. Ледебуром из Северо-Восточного Казахстана. Однако в тот момент мною не были учтены типовые образцы, находящиеся в сибирском секторе Гербария. Эти не учтенные типовые образцы из Северо-Восточного Казахстана я привожу в данной статье наряду с типовыми образцами К. Ф. Ледебура из Сибири.

Сведения о типовых образцах даются в том же порядке, как и в одной из моих последних работ (Виноградова, 2003): название таксона с указанием автора и первоисточника; типифицируемое название, принятое в настоящее время (приводится по С. К. Черепанову (1995) в квадратных скобках); категория типа; текст гербарной этикетки; цитата из протолога; число гербарных листов, если это изолектотипы, изотипы, синтипы или изосинтипы; другие гербарии, в которых хранится типовая коллекция (со ссылкой на литературный источник). Фенофаза растения при цитировании этикетки ставится в квадратные скобки только в том случае, если она не дана в протологе.

1. *Aegopodium alpestre* Ledeb., 1829, Fl. Alt., 1 : 354.

Lectotypus (Виноградова, 2004 : 363): Зап. Сибирь, «Tscharysch, [VI 1826], N 268, [fl.], Ledebour» (LE).

Syntypus: Зап. Сибирь, «Fluvium Uba, nec non ad fluvium Tscharysch, Julio mens: 1826, [fl. et fr. immat.], Meyer» (LE).

По протологу: «Hab. In subumbrosis alpestribus v. gr. in latere boreali inontis crucis prope Riddersk, circa fontes fl. Belaja Uba et Tscharysch (L.). Fl. Jun. Jul. — (Hab. etiam prope urbem Irkutsk)».

2. *A. latifolium* Turcz., 1844, Bull. Soc. Nat. Moscou, 17 : 711.

Lectotypus (Vinogragova, hoc loco) et isolectotypi 8: Вост. Сибирь, «In umbrosis ad ostium fl. Chara-Murin, 1835 [fl.], Turczaninow» (LE).

Syntypus: Вост. Сибирь, «Ad Baicalem, 1835, [fl.], Turczaninow» (LE).

По протологу: «In herbosis ad ripam Baicalis circa ostium fluvii Chara-Murin. Floret Julio».

3. *A. podagraria* L. subsp. *nadeshdae* N. V. Stepanov, 1994, Флороген. анализ, 1 : 99.

Isotypi 3: Зап. Сибирь, «Красноярский край, Ермаковский район, Осиновские косогоры (53° 13′ с. ш., 93°в. д., 370 м абс. выс.), верховья Безымянного ключа — правого притока р. Осиновки, смешанный снытево-папоротниковый лес с преобладанием осины, 2 VIII 1990, [пл.], Н. В. Степанов» (LE).

Typus (Степанов, 1994 — NS).

По протологу: «Тип: Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей и д. Осиновки, Осиновские косогоры (междуречье рек Кебежа и Киндырлыка), верховья Безымянного ключа, смешанный папоротниково-снытевый лес, 2 VIII 1990, Н. В. Степанов (NS, изотипы LE, NS, KRAS)».

4. *Angelica anomala* Ave-Lall., 1842, Index. Sem. Hort. Petropol., 9 : 57.

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) et isolectotypi 4: Вост. Сибирь, «Ad fl. Argun in pratis, 1833, [fr. immat.], Turczaninow» (LE).

По протологу: «A cl. Turczaninow ad flumen Argun detecta est.».

5. *A. saxatilis* Turcz. ex Ledeb., 1844—1846, Fl. Ross. 2 : 296.

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) et isolectotypi 7: Вост. Сибирь, «In praeruptis lapidosis ad fl. Schilka, prope rivulum Serebrianka, 1833, [fr. mat.], Turczaninow» (LE).

Syntypi et isosyntypi (5): Вост. Сибирь, «Schilka, 1833, [fl. et fr.], Turczaninow» (LE).

По протологу: «Hab. in Sibiriae transbaicalensis subalpinis inter fl. Bargusin et Angara super inque Davuriae rupibus ad fl. Schilka! (Turcz.)».

6. *Archangelica decurrens* Ledeb., 1829, Fl. Alt., 1 : 316.

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Казахстан, «Altai. Ubique ad rivulorum margines. Legi ad fluvium Kutschum, VI 1826, N 214, [fl.], Meyer» (LE).

По протологу: «Hab. ubique ad rivulorum margines (M. L.). Fl. pertotam aestatem».

Примечание. На гербарном листе имеется отдельная этикетка, написанная рукой К. Ледебура: «*Archangelica decurrens* m[ihi]».

7. *Athamanta compacta* Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 327, [*Sajanella monstrosa* (Willd. ex Spreng.) Soják].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Зап. Сибирь, «In humidiusculus alpinum, Juli, August 1826, N 272, Altai, [fl.], Ledebour, Bunge» (LE).

Syntypus: Зап. Сибирь, «Alp. ad. Thuja, [1826], [fl.], Bunge» (LE).

По протологу: «Hab. in humidiusculus alpinum v. gr. ad fontes fl. Tscharysch et alibi (L. B.). Fl. Jul. Aug.».

8. *A. crinita* Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 326. [*Schulzia crinita* (Pall.) Spreng.].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Зап. Сибирь, «In udis summarum alpinum, 1826, N 253, Altai, [fl. et fr.], Ledebour, Bunge» (LE).

Syntypus: Зап. Сибирь, «Herb. Altaicum, 1826, [fr. immat.], Ledebour» (LE).

По протологу: «Hab. in udis summarum alpinum frequens (L. B.). Fl. Jul. August.».

Примечание. В протологе не указан пункт сбора вида *S. crinita.* Однако мы можем с уверенностью утверждать, что этот вид был собран в Сибири на Алтае. *S. crinita* отсутствует в Казахстане, где этот вид замещается видом *S. albiflora* (Kar. et Kir.) M. Pop. (Виноградова, 1994).

9. *Bupleurum baldense* L. b. *multicaule* Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 350. [*B. bicaule* Helm.].

Holotypus: Сибирь, «Locis subsalsis editi ad fluvium Tschuja, 1826, N 224b, [fl. et fr. immat.], Bunge» (LE).

По протологу: «Hab. b. in locis subsalsis deserti editi ad fl. Tschuja (B.). Fl. Jun., Jul.».

10. *B. longiinvolucratum* Kryl., 1903, Тр. Петерб. Бот. сада. 21 : 17.

Isotypi 3: Зап. Сибирь, «Тигерецкий белок. Открытые каменистые плешины ниже лиственничного леса, 31 VII 1891, незр. пл., П. Крылов» (LE).

Holotypus (Шишкин, 1950; Положий, Балашова, 1989 : 26 — ТК).

По протологу: «In jugo Tigerekski belok montium Altaicorum occidentalium in declivibus saxosis, infra limitem sylvarum fin. Julii cum fructibus immaturis collegi».

11. *B. longiradiatum* Turcz., 1844, Bull. Soc. Nat. Moscou, 17, 4 : 719.

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) et isolectotypi 9: Вост. Сибирь, «In herbosis ad fl. Schilka, 1833, [fl.], Turczaninow» (LE).

По протологу: «In Dahuriae maxime orientali ad fluvia Schilka et Argun. Floret Julio».

12. *B. martjanovii* Kryl., 1903, Тр. Петерб. Бот. сада, 21 : 17.

Lectotypus (Положий, Балашова, 1989 : 26 — ТК, «typus»): Зап. Сибирь, «В расщелинах глинистых сланцев на правом берегу Большого Кызаса, у порогов, 25 VI 1893, Н. Мартьянов» (LE).

Syntypi: Зап. Сибирь, «Аспанский хребет, на южном склоне близ лесного предела, 19 VI 1892, N 336, [цв. и незр. пл.], П. Крылов» (LE); «На каменистой осыпи северного склона Боруса, VIII 1898, N 927, [пл.], Н. Мартьянов» (LE); «Plantae Minusinensis exiccatae, у подножия горы Борус, VI, без даты, N 4456, [fr.], N. Martianow» (LE).

По протологу: «Habitat in montibus Kuznetzky Alatau ad ripas schistosas fl. Bolschoj Kusass, ubi a clariss. Martjanov collectum est. Praeterea occurit in jugo Sajanensi occidentali — in montibus Borus, Kopen et alliis (Martjanov!). Aspanski chrebet in declivibus apricis ad limitem silvarum (Martjanov! et ipse legi). Floret Junio.».

13. *B. pusillum* Kryl., 1903, Тр. Петерб. Бот. сада, 21 : 18. [*B. bicaule* Helm.].

Lectotypus (Положий, Балашова, 1989 : 26 — ТК, «typus»): Зап. Сибирь, «Алтай. Средняя долина р[еки] Чеган-Узуна, 2 VII 1898, В. Сапожников» (ТК).

Syntypus et isosyntypi 3: Зап. Сибирь, «Алтай. Между реками Чеган-Узун и Елангаш, валунная грива, 7 VII 101, [fl.] П. Крылов» (LE).

Syntypi: Зап. Сибирь, «Алтай, долина р. Чеган-Узун, ниже устья р[еки] Джело, 6 VII 1901, [цв.], П. Крылов» (LE); «Перевал и верховье [реки] Джело, 29 VI 1897, В. Сапожников». (Положий, Балашова, 1989 — ТК).

По протологу: «Habitat in montibus Altaicus orientalibus, locis sterillimis deserti Tschujensis, ad fl. Tschegan-Usun, Dsholo etc., nec in Mongolia boreali — in declivibus australibus jugi Tannu-Ola ad fl. Ak — Karassuk. Praetera ad lacum Kossogol indicatum est (Федченко, l. c.)».

14. *B. triradiatum* Adams ex Hoffm., 1814, Gen. Pl. Umbell. 1 : 115.

Isotypus: Вост. Сибирь, «Ad fl. Lenam, [fr. immat.], Adams» (LE).

Holotypus et isotypus (Губанов, 1993 — MW).

По протологу: «triradiato Adams, (novae specici ad fluviam Lenam Sibiriae ab illo lectae...)».

15. *Cachrys sibirica* Fisch. ex Spreng., 1825, Syst. Veg. 1 : 892. [*Phlojodicarpus sibiricus* (Fisch. ex Spreng.) K.-Pol.].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Вост. Сибирь, «H[ortus] bot[anicus] Wratislav[ensis], [fr.], Herb. Mertens» (LE).

По протологу: «Sibir».

Примечание. В протологе Cachrys sibirica местом сбора растения указана Сибирь. Имеющийся у нас типовой образец этого вида В. Н. Сипливинский (1970) считает изотипом, так как тип *C. sibirica*, по его мнению, должен храниться в ботаническом саду г. Вроцлав (Польша). В той же работе Сипливинский пишет, что этот вид «описан по растениям, выращенным во Вроцлаве из семян, собранных Н. С. Турчаниновым в Забайкалье и разосланных по ботаническим садам Ф. Б. Фишером». Н. С. Турчанинов не мог собрать это растение в Забайкалье до 1825 г., так как в этих местах он был с 1830 по 1835 г. (Липшиц, Васильченко, 1968 : 55). Этот вид был собран кем-то для Ф. Б. Фишера в Сибири, о чем сообщает L. C. Treviranus (1824): «semina dedemus Cl. F. Fischero...», выращен во Вроцлавском (WRSL) ботаническом саду и разослан по разным ботаническим садам. Так гербарный образец этого вида попал к профессору К. Ф. Мертенсу из г. Бремена. Гербарий К. Ф. Мертенса был куплен Санкт-Петербургским ботаническим садом в 1832 г. (Липшиц, Васильченко, 1968).

16. *Carum buriaticum* Turcz., 1844, Bull. Soc. Nat. Moscou, 17 : 713.

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Вост. Сибирь, «In campis transbaicalensis, 1829, [fr.], Turczaninow» (LE).

По протологу: «In pratis transbaicalensibus passim copiose provenit. Floret Junio, Julio».

17. *Cnidium anomalum* Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 330. [*Aulacospermum anomalum* (Ledeb.) Ledeb.].

Lectotypus (Vinogradova, 2002 : 144) et isolectotypi 2: Казахстан, «Altai, legi locis herbidis montosis prope Redout Alexandrowsk, 20 VII 1826, N 243, [fl.], Meyer» (LE).

По протологу: «Hab. in pratis fertilibus humidiusculis in convallibus fluviorum Tscharysch, Koksun (L.) prope Alexandrowsk (M.)».

18. *C. anomalum* Ledeb. var. *acaulis* Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 330.

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) et isolectotypi 10: Зап. Сибирь, «In summa alpe Tscheganensi, 1826, N 243, [fr.], Bunge» (LE).

По протологу: «var. acaulis in alpe an fondes fl. Tschegan (B.)».

19. *C. cuneatum* Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 331. [*C. dahuricum* (Jacq.) Turcz.].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Зап. Сибирь, «In pratis ad Kerlyk, [fl.], Ledebour» (LE).

По протологу: «Hab. in rarius in pratis ad fl. Kerlyk. Fl. Jul.».

20. *C. salinum* Turcz., 1844, Bull. Soc. Nat. Moscou, 17 : 733.

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) et isolectotypi 4: Вост. Сибирь, «Salinae Selengensis, 1829, [fl. et fr. immat.], Turczaninow» (LE).

По протологу: «In salsis Dahuriae atque prope salinas Selenginensis. Floret Junio et Julio».

21. *Conioselinum cenolophioides* Turcz., 1844, Bull. Soc. Nat. Moscou, 17 : 736. [*C. longifolium* Turcz.].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) et isolectotypi 2: Вост. Сибирь, «Schebetui, in glareosis, 1829, [fl.], Turczaninow» (LE).

Syntypus et isosyntypi 4: Вост. Сибирь, «In lapidosis prope Schebetui, 1834, [fr.], I. Kuznezoff» (LE).

По протологу: «N 526. In glareosis subalpinis prope Schebetui. Floret Junio, Julio».

22. *C. longifolium* Turcz., 1844, Bull. Soc. Nat. Moscou, 17 : 736.

Holotypus: Вост. Сибирь, «Ad fl[uvium] Maloi Ircut, 1836, [fr.], I. Kirilow» (LE).

Голотип размещен на двух гербарных листах.

По протологу: «N 525. Ad fluvium Maloi Ircut, in saxosis et subalpinis legit indef. I. Kirilow fructibus maturis onustum sub finem Augusti».

23. *C. univittatum* Turcz., 1844, Bull. Soc. Nat. Moscou, 17 : 735. [*C. vaginatum* (Spreng.) Thell.].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) et isolectotypi 2: Вост. Сибирь, «Ircutia, 1828, N 117, [fl. et fr. immat.], pl. exs., Turczaninow» (LE).

По протологу: «C. univittatum et dubium Turcz. pl. exs. In pratis sylvaticis ubique. Floret Junio».

24. *Czernaevia laevigata* Turcz., 1844, Bull. Soc. Nat. Moscou, 17 : 740. [*Angelica czernaevia* (Fisch. et C. A. Mey.) Kitag.].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) et isolectotypi 6: Вост. Сибирь, «Ad fl. Argun, 1833, [fr.], Turczaninow» (LE).

Syntypus et isosyntypi 5: Вост. Сибирь, «In pratis sylvaticis Dahuriae, 1831, [fl.], Turczaninow» (LE).

Syntypus: Вост. Сибирь, «In campis Dahuriae Nerczinensis, 1831, [fl.], Turczaninow» (LE).

По протологу: «In pratis Dahuriae frequens. Nascitur etiam ad fluvia Bargusin et Angaram superiorem. Floret Julio».

25. *Comphopetalum viridiflorum* Turcz., 1841, Bull. Soc. Nat. Moscou, 14, 1 : 539. [*Angelica viridiflora* (Turcz.) Benth. ex Maxim.].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) et isolectotypi 5: Вост. Сибирь, «Ad margineo rivulorum inter Czindant Nerczinsk et Nerczinskoi Zavod, 1831, [fl.], Turczaninow» (LE).

Syntypus et isosyntypi 2: Вост. Сибирь, «In pratis Dahuriae, 1831, [fl.], Turczaninow» (LE).

По протологу: «In pratis humidis Dahuriae inter Czindant, Nerczinsk et Nerczinskoi Zavod.».

26. *Hansenia mongolica* Turcz., 1844, Bull. Soc. Nat. Moscou, 17 : 754. [*Ligusticum mongolicum* (Turcz.) Kryl.].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) et isolectotypi 5: Вост. Сибирь, «In lateribus, sylvatis alpi Nuchu-Daban, 1830, [fl. et fr. immat.], Turczaninow» (LE).

Syntypus et isosyntypi 2: Вост. Сибирь, «In sylvis elevatis Dahurie, 1832, [fl.], Turczaninow» (LE).

По протологу: «In lateribus sylvosis alpis Nuchu-Daban et ulterius in sylvis subalpinis ad fluviam Oka, nec non in sylvis Dahuriae. Floret Julio et Augusto».

27. *Heracleum barbatum* Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 300.

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Казахстан, «[река Пихтовка, близ Бухтарминска, 20 VI, 1826, пл., Meyer], N 295, misit Ledebour, Herb. Fischer» (LE).

По протологу: «Hab. in pratis montanis (L. M.)».

Примечание. На гербарной этикетке под N 295 имеется надпись: «*Heracleum barbatum* Ledeb.!!!» Название растения написал своим неразборчивым почерком сам К. Ф. Ледебур. Еще одна надпись сделана рукой неизвестного автора: «m[isit] Ledeb. Herb. Fischer.». Нет сомнения в том, что этот гербарный образец является типовым. Место сбора растения на этикетке не указано. Пункт сбора мы нашли в работе К. Ф. Лебедура с соавт. (Ледебур и др., 1993).

28. *H. dissectum* Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 301.

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Зап. Сибирь, «Prop[e] Tschetschulich[a]. N 580, [fl.], Herb. Ledeb.» (LE).

По протологу: «Hab. in pratis prope pagum Tschetschulicha metallifodinam Riddersk et alibi (L.)».

29. *Libanotis seseloides* Turcz., 1844, Bull. Soc. Nat. Moscou, 17, 4 : 725. [*Seseli seseloides* (Turcz.) Hiroe].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) et isolectotypi 10: Вост. Сибирь, «In montosis Dahuriae Nerczinensis, 1831, fl., Turczaninow» (LE).

Syntypus: Сибирь, «Dahuria, 1832, [fr.], Turczaninow» (LE).

По протологу: «N 513, in campis Dahuriae ad limited Chinenses frequenter occurit. Floret Julio».

30. *L. villosa* Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey., 1835, Ind. Sem. Hort. Petropol. 1 : 31. [*Phlojodicarpus villosus* (Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey.) Ledeb.].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) et isolectotypi 3: Вост. Сибирь, «In rupestribus prope stationem Schebeteujem, 1830, [fl.], Turczaninow» (LE).

По протологу: «Hab. in montibus trans Baicalem».

31. *Ligusticum discolor* Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 321.

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Казахстан, «Legi in herbidis montosis prope Redout Alexandrowsk, 21 VI 1826, [fl.], Hb. Meyer» (LE).

Syntypus: Казахстан, «Prope Riddersk, VIII 1826, [fl. et fr. immat.], Ledebour» (LE).

По протологу: «Hab. in pratis v. gr. prope Riddersk (L.) Alexandrowsk (M.) pagum Belaja ad fl. Buchtorma (L.) Fl. Jun. Jul.».

32. *Lithosciadium multicaule* Turcz., 1842, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 490. [*Cnidium multicaule* (Turcz.) Ledeb.].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) et isolectotypi 4: Вост. Сибирь, «In alpe Nuchu-Daban, 1834, [fl.], Kuznetsoff» (LE).

Syntypus et isosyntypi 6: Сев. Монголия, «Ad lacum Kossogol, 1830, [fr. immat.], Turczaninow» (LE).

По протологу: «In lateribus sylvosis alpis Nuchu-Daban, atque in glareosis ad lacum Kossogol Mongolia Chinensis, non procul a limitibus Rossicis. Floret Julio».

33. *Pachypleurum alpinum* Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 297.

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Вост. Сибирь, «Alp. Aigulensis, [1826], [fl.], Bunge» (LE).

Syntypus: Вост. Сибирь, «Altai, [1826], N 537, [fr.], Bunge» (LE).

Syntypus: Казахстан, «In monte crucis prope Riddersk regionibus subalpinis, Ledebour»; Сибирь, «in alpe Aigulaccensi, 1826, [fr.], Bunge, Hb. Meyer» (LE).

По протологу: «Hab. in alpinis et subalpinis v. gr. in monte crucis prope metallifodianum Riddersk (L.), in alpe Aigulak (B.). Fl. a medio Maji ad finem Julii».

Примечание. На одной этикетке второго цитируемого здесь синтипа указано два места сбора растения, одно — из Казахстана, другое — из Сибири, поэтому невозможно установить, где собрано это растение. При цитации синтипа мы вынуждены привести два места сбора.

34. *Peucedanum dubium* Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 310. [*Ferula gracilis* Ledeb.].

Holotypus et isotypi 3: Зап. Сибирь, «In apricis sterilissimus deserti editi ad fluvium Tschuja, 1826, [fr.], Bunge» (LE).

По протологу: «Hab. in apricis siccis sterilissimus deserti editi ad fl. Tschuja (B.)».

35. *P. elatum* Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 304. [*Ferula songarica* Pall. ex Spreng.].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Казахстан, «Altai, in declivibus apricis et herbidis frequens, [1826], N 252, [fr.], Meyer, — ad fl. Grammatucha, Ledebour» (LE).

Syntypus: Зап. Сибирь, «Altai, 1829, [fr.], Bunge» (LE).

По протологу: «Hab. in declivibus apricis herbidis ubique (L. M. B.) Fl. May, Jun.».

Примечание. На гербарном образце этого вида имеется одна гербарная этикетка, на которой приводятся два места сбора растения. При каждом пункте указаны имена двух разных коллекторов: К. Мейера и К. Ледебура. При цитации лектотипа мы приводим два места сбора растения, так как невозможно установить, где собрано это растение.

36. *P. hystrix* Bunge, 1835, Mem. Sav. Etr. Petersb., 2 : 538.

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Зап. Сибирь, «In lapidosis asperis subalpinis ad rivulum Toboghosch ad Tschujam, 1832, [fl.], Bunge, Herb. Meyer» (LE).

По протологу: «N 84, Hab in asperis lapidosis alpis Ijik — tau ad rivulum Tobogosch, in Tschujam influentem, sitae; floret Julio mense; fructum maturum non vidimus».

37. *P. polyphyllum* Ledeb. a. pubescens Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 310. [*P. baicalense* (Redow.) W. D. J. Koch].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Зап. Сибирь, «In rupestribus ad fl. Tscharysch, 1826, [fl.], Ledebour» (LE).

Syntypus: Зап. Сибирь, «In siccis ad fluvium Kerlyk, 1826, [fl.]. Ledebour» (LE).

По протологу: «In rupestribus siccis ad fl. Tscharysch et Kerlyk (L.)».

38. *P. polyphyllum* Ledeb. b. glabrum Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 310. [*P. baicalense* (Redow.) W. D. J. Koch].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Казахстан, «Legi in collibus arenosis pinetis inter redout Schubinsk et Oserki non procul a fortalintis Semipalatinsk, 9 VII 1826, [fl. et fr.], Meyer» (LE).

Syntypus: Зап. Сибирь, «Pr[ope] Lokt[ewsk], Ledebour» (LE).

На гербарном образце находятся только листья растения.

По протологу: «In sabulosis prope Schubinsk (M.) et Loktewsk (L.)».

39. *P. polyphyllum* Ledeb. v. lineare Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 310.

Holotypus: Казахстан, «Pr[ope] Ridersk, [fl.], Ledebour» (LE).

По протологу: «In rupestribus siccis prope Ridersk».

40. *P. vaginatum* Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 312.

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Зап. Сибирь, «Kok[sun], 29 VI 1826, N 661, [fl.], Ledebour, N 256, Herb. Ledebour» (LE).

По протологу: «Hab. a. in pratensibus ad fl. Irtysch et Koksun (L.)».

41. *P. vaginatum* Ledeb. b. puberulum Turcz., 1842, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 504. [*P. puberulum* (Turcz.) Turcz. ex Schischk.].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Вост. Сибирь, «In locis subsalsis Dahuriae, 1831, [fr.], Turczaninow» (LE).

По протологу: «In Dahuriae campis copiose provenit. Floret Junio, Julio».

42. *P. vaginatum* Ledeb. b. pumilum Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 312.

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) et isolectotypus: Зап. Сибирь, «Ad Kuraici, 16—19 VI 1826, N 849, [fl. et fr.], Bunge, Herb. Ledebour N 256» (LE).

По протологу: «b. in apricis siccissimis deserti Kuraici (B.) et ad fl. Kerlyk (L.). Fl. Jun., Jul.».

43. *Phlojodicarpus popovii* Sipl., 1970, Новости сист. высш. раст. 7 : 259.

Typus et isotypus: Вост. Сибирь, «Оз. Байкал, западный берег, 52° с. ш. у с. Б. Коты, по каменистым склонам к озеру, VII—VIII 1952, цв. и пл., С. Попова» (LE).

По протологу: «Lac. Baical, ripa occidentalis prope pag. B. Koty, 52° alt. bor., in declivibus lapidosis ad lacum, fl., fr., VII—VIII 1952, S. Popova».

44. *P. turczaninovii* Sipl., 1970, Новости сист. высш. раст. 7 : 261. [*Peucedanum hystrix* Bunge].

Typus et isotypi 3: Вост. Сибирь, «In montosis apricis ad Ononum inter Kubuchai et Daralgui, 1831, [fl.], Turczaninow» (LE).

По протологу: «In montosis ad Ononam inter Kubuchoj et Dorolguj, 1831, Turczaninow».

45. *Selinum cnidiifolium* Turcz., 1840, Bull. Soc. Nat. Moscou, 13 : 72. [*Cnidium cnidiifolium* (Turcz.) Schischk.].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) et isolectotypi 2: Вост. Сибирь, «In pratis inter Jacutiam et fl[uvium] Aldan, 1835, [fr. immat.], Kuznetsoff» (LE).

По протологу: «In pratis inter Jacutiam et fluvium Aldan».

46. *Seseli athamantoides* Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 342. [*S. libanotis* (L.) W. D. J. Koch].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) et isolectotypus: Казахстан, «Altai, N 219, in campestribus et pratis ubique Ledeb... fluvium Irtysch, Meyer, 1826, [fl. et fr. immat.], Hb. Meyer» (LE).

По протологу: «Hab. in campestribus ubique (L. M.) Fl. Jun. Jul.».

47. *S. athamantoides* Ledeb. b. acaule Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 342. [*S. libanotis* (L.) W. D. J. Koch].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Казахстан, «Legi locis fertilibus subhumidis ad rivulum Tschaganka montium Tschingistan, 14 VIII 1826, [fol.], b. 219. Altai, Hb. Meyer» (LE).

По протологу: «b. ad rivulum Tschaganka prope mont. Tschingistan deserti soongorico — kirghisici locis fertilibus subhumilis semel lect. (M.)».

48. *S. strictum* Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 338.

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) et isolectotypus: Зап. Сибирь, «Loct[evsk], [fl. et fr. immat.], [1826], N 257, Ledebour» (LE).

Syntypus: Казахстан, «Sogra, [fr. et fr. immat.], 24 VIII 1826, N 1151, Ledebour» (LE).

По протологу: «Hab. in pratensibus ad radices montium altaicorum frequens v. gr. Sogra, Loctewsk, Smejow alibique (L. M.) Fl. Jul.»

49. *S. vaginatum* Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 336. [*Phlojodicarpus sibiricus* (Steph. ex Spreng.) K.-Pol.].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Вост. Сибирь, «Prope Nertschinsk, [fl.], [1826], Ledebour» (LE).

По протологу: «Hab. in Dawuria prope Nertschinsk».

50. *Silaus longifolius* Ledeb. b. laciniis longioribus Ledeb., 1826, Fl. Alt. 1 : 323. [*Cenolophium fischeri* (Spreng.) W. D. J. Koch].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Казахстан, «In pratis deserti occidentaliori... fluvium Irtysch, Meyer — ad fluvios Buchtorma et Irtysch, nec non prope, [fl. et fr. immat.], 1826, N 247, Altai» (LE).

По протологу: «b. laciniis longioribus hab. in pratis circa fl. Irtysch et Buchtorma (L. M.), Fl. Jul. Aug.».

51. *Stenocoelium athamantoides* Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1 : 298.

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco) et isolectotypus: Зап. Сибирь, «In alpibus ostium fluvii Tschegan locis lapidosis, 1826, [fl. et fr.], Bunge» (LE).

По протологу: «Hab. in lapidosis alpinis ad fl. Tschuja contra ostium fl. Tschegan (B.) Fl. Jul.».

52. *S. divaricatum* Turcz., 1842, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 493. [*Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk.].

Lectotypus (Vinogradova, hoc loco): Вост. Сибирь, «In campis ad Strelsam, 1829, [fl.], Turczaninow» (LE).

Syntypi: Вост. Сибирь, «In campis transbaicalensibus, 1829, [fl. et fr. immat.], Turczaninow» (LE); «In campis transbaicalensibus, 1830, [fl.], Turczaninow» (LE); «In pratis siccis prope Selengia, 1829, [fl. et fr. immat.], Turczaninow» (LE).

По протологу: «N 523, In campis transbaicalensibus et Dahuricis copiose provenit. Floret Julio».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бородин И. Коллекторы и коллекции по флоре Сибири. СПб., 1908. 245 с.

Виноградова В. М. Аралиевые, зонтичные, кизиловые // Растения Центральной Азии. СПб., 1994. Вып. 10. 119 с.

Виноградова В. М. Типовые образцы таксонов семейства *Apiaceae* Средней Азии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). 3. *Aegopodium—Eryngium* // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 3. С. 80—87.

Виноградова В. М. Типовые образцы таксонов семейства *Apiaceae* Средней Азии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). 5. *Elaeosticta—Prangos* // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 2. С . 50—57.

Виноградова В. М. Новый вид рода *Aulacospermum* (*Apiaceae*) из Северного Казахстана // Бот. журн. 2002а. Т. 87. № 2. С. 140—145.

Виноградова В. М. Типовые образцы таксонов семейства *Apiaceae* Средней Азии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). 6. *Reutera—Zozima* // Бот. журн. 2002б. Т. 87. № 6. С. 132—140.

Виноградова В. М. Типовые образцы таксонов семейства *Apiaceae* Восточной Европы, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). *Anthriscus—Trinia* // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 8. С. 105—111.

Виноградова В. М. Род *Aegopodium* L. // Флора Восточной Европы. 2004. М.; СПб. Т. 11. С. 363.

Губанов И. А. Каталог типовых образцов сосудистых растений гербария Московского университета (MW). М., 1993. 155 с.

Ледебур К. Ф., Бунге А. А., Мейер К. А. Путешествие по Алтайским горам и Джунгарской киргизской степи. Пер. с нем. Новосибирск, 1993. 415 с.

Липшиц С. Ю., Васильченко И. Т. Центральный гербарий СССР. Л., 1968. 140 с.

Положий А. В., Балашова В. Ф. Типы таксонов в Гербарии им. П. Н. Крылова. Томск, 1989. 47 с.

Сипливинский В. Н. Систематика и генезис рода *Phlojodicarpus* Turcz. ex Ledeb. // Новости систематики высших растений. Л., 1970. Т. 7. С. 257—268.

Степанов Н. В. Флорогенетический анализ (на примере северо-восточной части Западного Саяна). Учебное пособие. Красноярск, 1994. 108 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 1995. 992 с.

Шишкин Б. К. Зонтичные — *Umbelliferae* Moris. // Флора СССР. М.; Л. 1950. Т. 16. 646 с.

Ledebour K. F. Flora Altaica. Berolini, 1829. T. 1. 440 p.

Ledebour K. F. Reise durch das Altai-Gebirge und die soongorische Kirgisen-Steppe. In Begleitung der Herren D. Carl Anton Meyer und D. Alexander von Bunge. Berlin, 1829. Teil 1. 427 S.; 1830. Teil 2. 228 S.

Treviranus L. C. Horti botanici vratislavensis Plantarum vel novarum vel minus cognitarum manipulis. Wratislawa, 1824. 208 p.

SUMMARY

The list of the type specimens of *Apiaceae* taxa from Siberia and North-Eastern Kazakhstan is given. Herbarium labels and protologue are cited, category of the type, and the current names for 52 species from 23 genera are establisched. 26 species were described by Ledebour and 14 species by Turczaninow.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 6)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Fabaceae **trib. Lecointeeae** M. Gonczarov et Yakovlev **trib. nov.** 912
Zollernia krukoffii M. Gonczarov et Yakovles **sp. nov.** 918
Pedicularis interrupta Steph. ex Willd. subsp. tarbagataica (Semiotr.) R. Kam. comb. nov. 906
Consolida regalis S. F. Gray var. mollis (Lipsky ex N. Busch) Luferov comb. et stat. nov. 929

ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE FOSSILIS

Aesculus kamtshatica (Cheleb. et Chigaeva) Iljinskaja et Cheleb. comb. nov. 946
Doliostomia kazanica (Gomankov) Gomankov comb. nov. 952
Keteleeria zhilinii Blokhina et O. V. Bondarenko **sp. nov.** 938

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2005. VOL. 90. N 6)

Page

Averyanov L. V. Analysis of orchid endemism (*Orchidaceae*) and phytogeographic division of the eastern part of Indochina Peninsula 802
Vasilevich V. I. Sea-shore vegetation in the North-Western Russia 825
Remizowa M. V., Sokoloff D. D., Moskvicheva L. A. Morphology and development of flower and shoot system in *Tofieldia pusilla* (*Tofieldiaceae*) 840
Vassilyev A. E., Koteyeva N. K. The characterization of nectar pathways from the apoplasm to the nectary surface 854

COMMUNICATIONS

Godin V. N. Variability of floral characters of *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) in the Central and South-Eastern Altai. 3. A comparative analysis of monomorphic and heteromorphic coenopopulations 865
Levichev I. G., Maassoumi S. M. Comparison of sporoderm features of *Gagea lutea* and *G. nakaiana* (*Liliaceae*) 874
Ivanova A. N., Andronova E. V., Shavarda A. L., Muravnik L. E. Tentacle secretory cell ultrastructure in *Drosera rotundifolia* (*Droseraceae*) plants *in vitro* 878

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Vinogradova K. L. *Ceramium* species (*Ceramiaceae, Rhodophyta*) in the Russian northern seas 884
Tzvelev N. N. The genus *Pteridium* (*Hypolepidaceae*) in the Eastern Europe and the Northern Asia 891
Kamelin R. V. On some less known species of the genus *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) from Russia, Kazakhstan, Kyrghyzstan and China 896
Goncharov M. Yu., Yakovlev G. P. On the new tribe *Lecointeeae* (*Fabaceae*) and the genus *Zollernia* 910
Luferov A. N. A synopsis of Caucasian species of *Consolida* (*Ranunculaceae*) 924
Blokhina N. I., Bondarenko O. V. Fossil wood of *Keteleeria* (*Pinaceae*) from the Pliocene of Southern Ptimory'e (Far East of Russia) 936
Iljinskaja I. A., Chelebaeva A. I. The fossil species *Aesculus kamtshatica* (*Hippocastanaceae*) 945
Gomankov A. V. On the representatives of *Doliostomia* (*Cardiolepidaceae, Peltaspermales*) from the Tatarian of the Southern Cis-Urals 947

COLLECTIONS

Vinogradova V. M. Type specimens of *Apiaceae* taxa from Siberia and North-Eastern Kazakhstan, kept in Herbarium of Komarov Botanical Institute (LE). *Aegopodium—Stenocoelium* 957
Index of new plant names 968

«Наука»

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2005. Т. 90. № 6)

Стр.

Аверьянов Л. В. Анализ эндемизма орхидных (*Orchidaceae*) и фитогеографическое деление восточной части полуострова Индокитай . . . 802

Василевич В. И. Приморская растительность Северо-Запада России . . . 825

Ремизова М. В., Соколов Д. Д., Москвичева Л. А. Морфология и развитие цветка и побеговой системы *Tofieldia pusilla* (*Tofieldiaceae*) . . . 840

Васильев А. Е., Котеева Н. К. Характеристика путей нектара из апоплазмы на поверхность нектарника . . . 854

СООБЩЕНИЯ

Годин В. Н. Изменчивость признаков цветка *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) в Центральном и Юго-Восточном Алтае. 3. Сравнительный анализ мономорфных и гетероморфных ценопопуляций . . . 865

Левичев И. Г., Маассуми С. М. Сравнение особенностей споредермы *Gagea lutea* и *G. nakaiana* (*Liliaceae*) . . . 874

Иванова А. Н., Андронова Е. В., Шаварда А. Л., Муравник Л. Е. Ультраструктура секреторных клеток железистых волосков *Drosera rotundifolia* (*Droseraceae*) в культуре in vitro . . . 878

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Виноградова К. Л. Виды *Ceramium* (*Ceramiaceae, Rhodophyta*) в северных морях России . . . 884

Цвелёв Н. Н. Род орляк *Pteridium* (*Hypolepidaceae*) в Восточной Европе и Северной Азии . . . 891

Камелин Р. В. О некоторых малоизвестных видах рода *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) из России, Казахстана, Киргизии и Китая . . . 896

Гончаров М. Ю., Яковлев Г. П. О новой трибе *Lecointeeae* (*Fabaceae*) и о роде *Zollernia* . . . 910

Луферов А. Н. Конспект кавказских видов рода *Consolida* (*Ranunculaceae*) . . . 924

Блохина Н. И., Бондаренко О. В. Ископаемая древесина *Keteleeria* (*Pinaceae*) из плиоцена Южного Приморья (Дальний Восток России) . . . 936

Ильинская И. А., Челебаева А. И. Ископаемый вид *Aesculus kamtshatica* (*Hippocastanaceae*) . . . 945

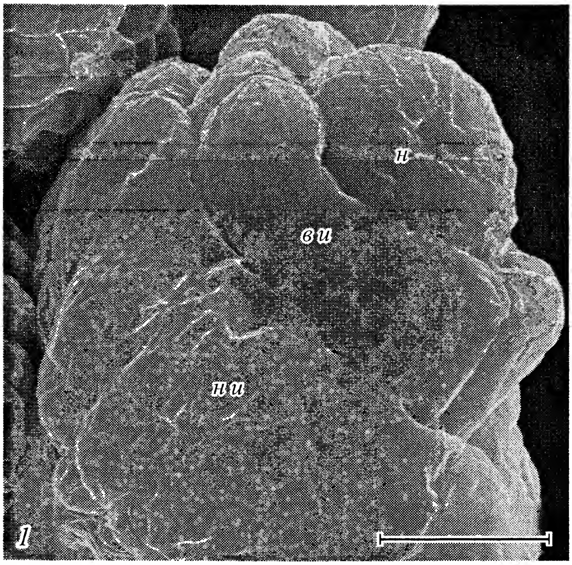
Гоманьков А. В. О представителях рода *Doliostomia* (*Cardiolepidaceae, Peltaspermales*) из верхнепермских отложений Южного Приуралья . . . 947

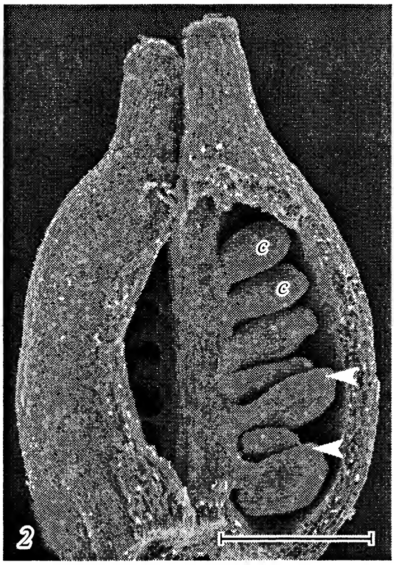
КОЛЛЕКЦИИ

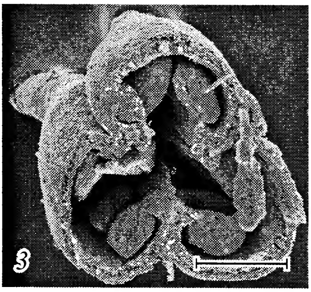
Виноградова В. М. Типовые образцы таксонов семейства *Apiaceae* Сибири и Северо-Восточного Казахстана, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). *Aegopodium—Stenocoelium* . . . 957

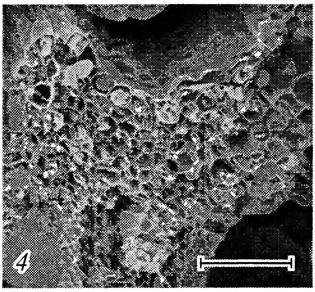
Указатель новых названий растений . . . 968

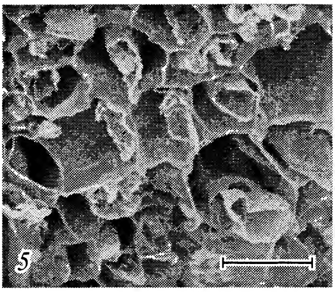
ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 6. 801—968.

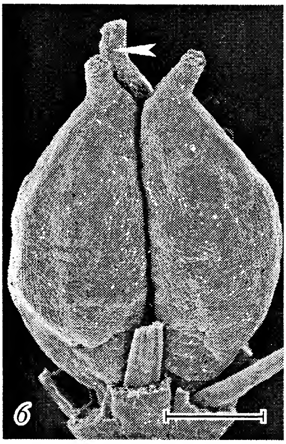












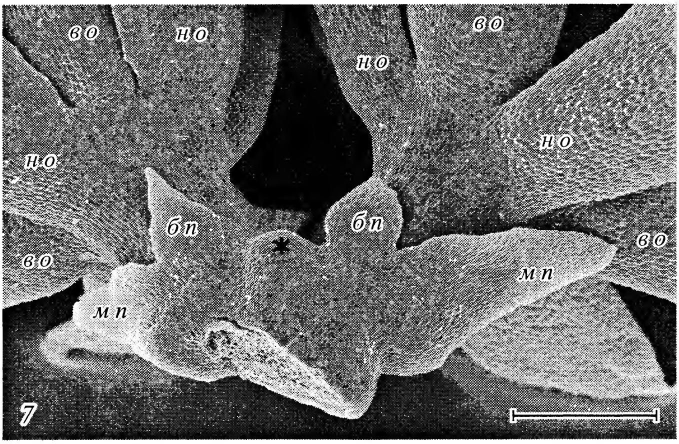


Таблица I. Строение гинецея и подчашия *Tofieldia pusilla*.

1 — развивающийся семязачаток; *2* — продольный срез гинецея (удален один из трех плодолистиков), стрелками отмечены халазальные выросты семязачатков; *3* — поперечный срез гинецея; *4*, *5* — место срастания соседних плодолистиков; *6* — зрелый гинецей (стрелка показывает заросший брюшной шов на стилодии); *7* — подчашия двух верхних цветков в соцветии (звездочкой показана остаточная верхушечная меристема главной оси соцветия). *б п* — боковой листочек подчашия, *в и* — внутренний интегумент, *в о* — внутренний листочек околоцветника. *м п* — медианный листочек подчашия, *н* — нуцеллус, *н и* — наружный интегумент, *н о* — наружный листочек околоцветника, *с* — семязачаток. Масштабные линейки, мкм: *1* — 30, *2*, *7* — 400, *3* — 300, *4* — 40, *5* — 10, *6* — 600.

К с. 845

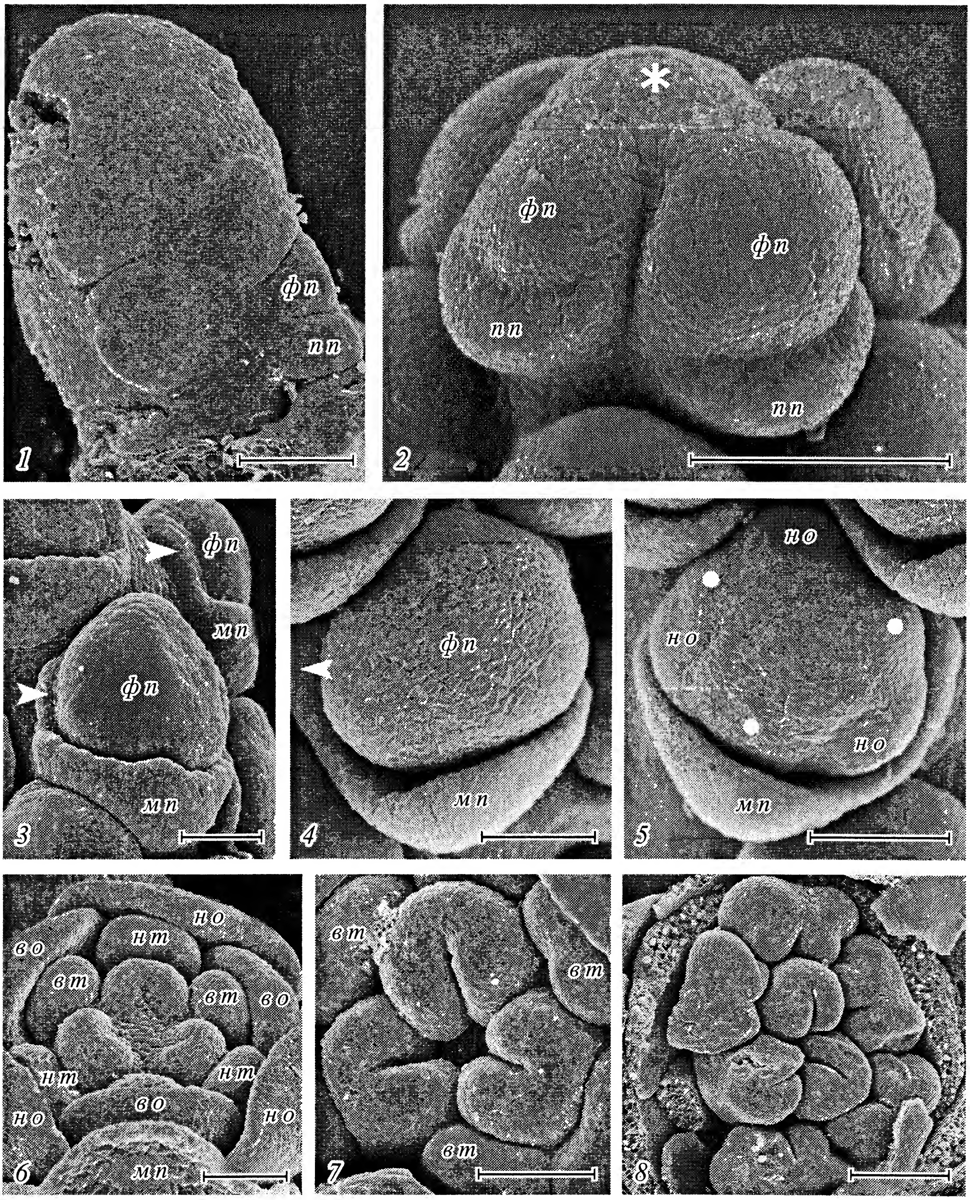


Таблица II. Ранние стадии развития цветка *Tofieldia pusilla*.

1 — заложение примордиев цветка и подчашия; *2* — заложение единого примордия подчашия; *3* — появление боковых лопастей подчашия (стрелка); *4* — то же, более поздняя стадия; *5* — заложение листочков околоцветника; *6—8* — последовательные стадии развития андроцея и гинецея. *во* — примордии внутренних листочков околоцветника, *вт* — примордии тычинок внутреннего круга, *мп* — примордий медианного листочка подчашия, *но* — примордии наружных листочков околоцветника, *нт* — примордии тычинок наружного круга, *пп* — единый примордий подчаший, *фп* — флоральный примордий. Белыми кружками отмечены примордии листочков околоцветника внутреннего круга. * — остаточная верхушечная меристема главной оси соцветия. Масштабные линейки, мкм: *1* — 120; *2, 8* — 150; *3* — 80; *4* — 75; *5* — 100; *6* , *7* — 60.

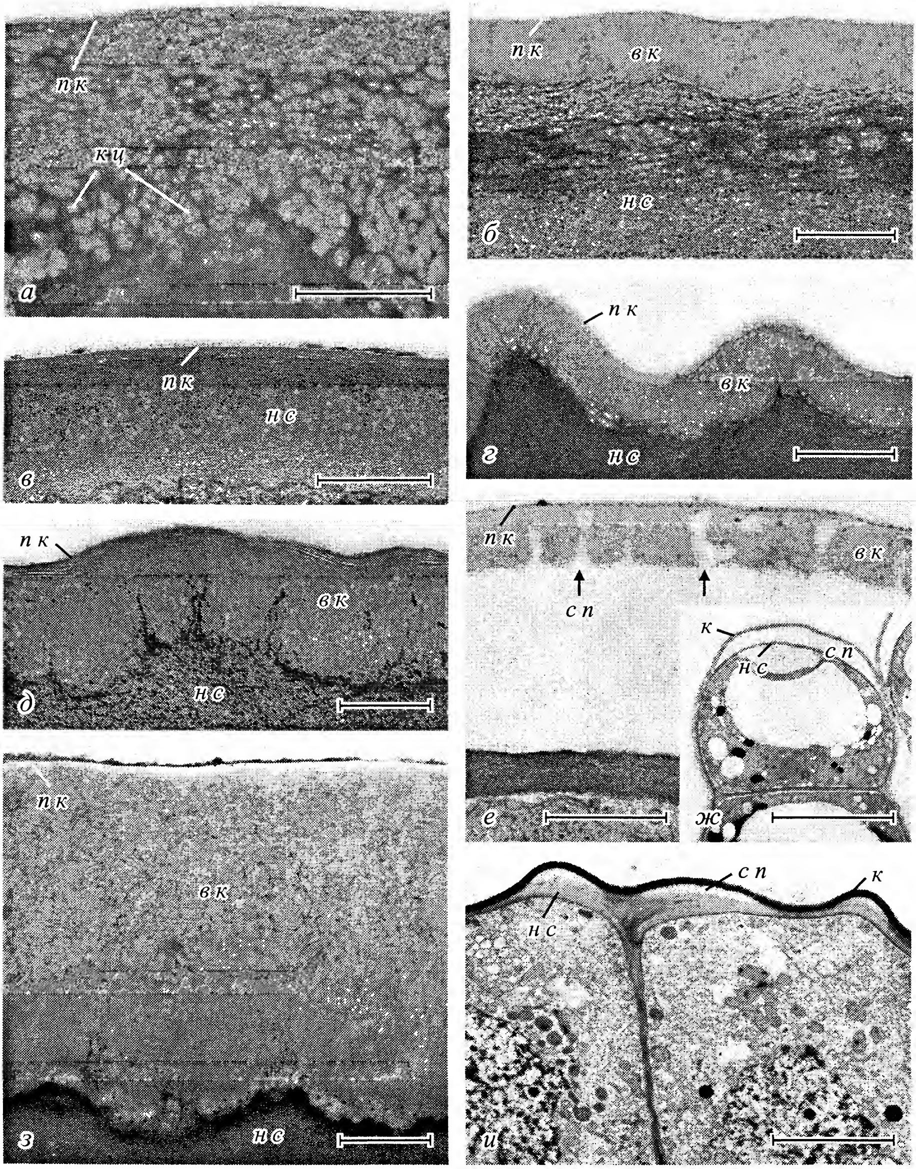


Таблица I. Кутикула нектарников (*а*, *б*, *е*, *ж*, *и*), и листьев (*в*—*д*, *з*).

а — *Nepenthes khasiana* (нектарник крышки кувшина); *б* — *N. khasiana* (нектарник перистома кувшина), *в* — *Impatiens parviflora*; *г*, *е*, *ж* — *Dombeya wallichii* (стрелками обозначены поры в кутикуле); *д* — *Helleborus caucasicus*; *з* — *Salix caprea*; *и* — *H. foetidus*. *в к* — вторичная кутикула, *к* — кутикула, *к ц* — кутиновые «цистолиты», *н с* — наружная стенка клетки, *п к* — первичная кутикула, *с п* — субкутикулярная полость. Стрелками обозначены поры в кутикуле. Масштабные линейки, мкм: *а*, *б* — 1; *в*—*е*, *з* — 0.5; *ж* — 10, *и* — 5.

К с. 860

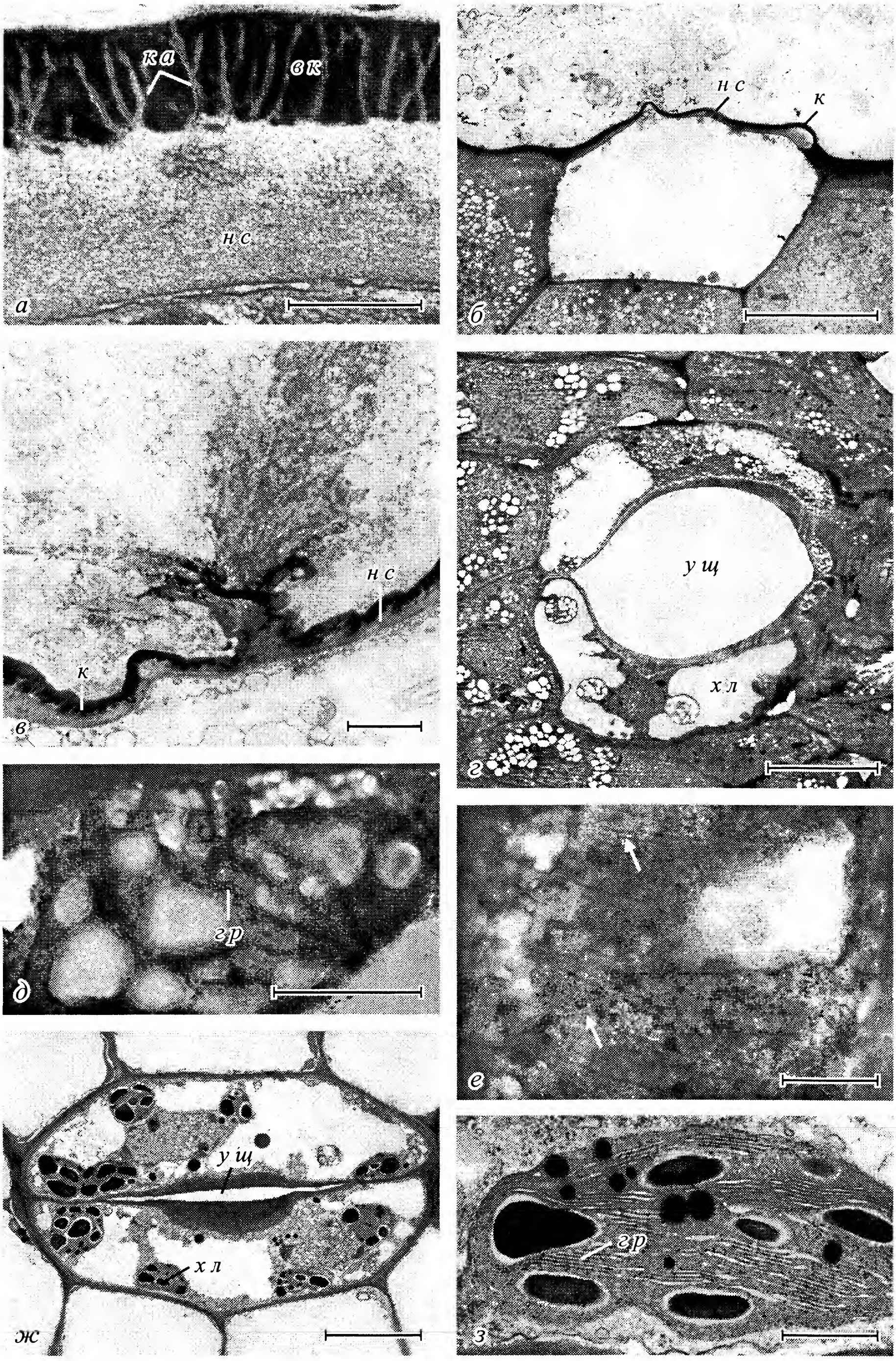


Таблица II. Кутикула, устьица и другие компоненты нектарников (*а—е*) и листьев (*ж*, *з*).

а—в — ***Helleborus foetidus***: каналы в кутикуле (*а*); разрушенная эпидермальная клетка (*б*) и фрагмент ее наружной стенки (*в*); *г—з* — ***Cucumis sativus***: фрагмент эпидермы нектарника с устьицем (*г*), устьичный хлоропласт (*д*), кортикальные микротрубочки (стрелки) замыкающей клетки (*е*), фрагмент нижней эпидермы листа с устьицем (*ж*) и его хлоропласт (*з*). *гр* — грана, *ка* — каналы в кутикуле, *у щ* — устьичная щель, *хл* — хлоропласт. Остальные обозначения те же, что и в табл. I.

Масштабные линейки, мкм: *а*, *е*, *з* — 0.5; *б*, *г* — 10; *в*, *д* — 1; *ж* — 5.

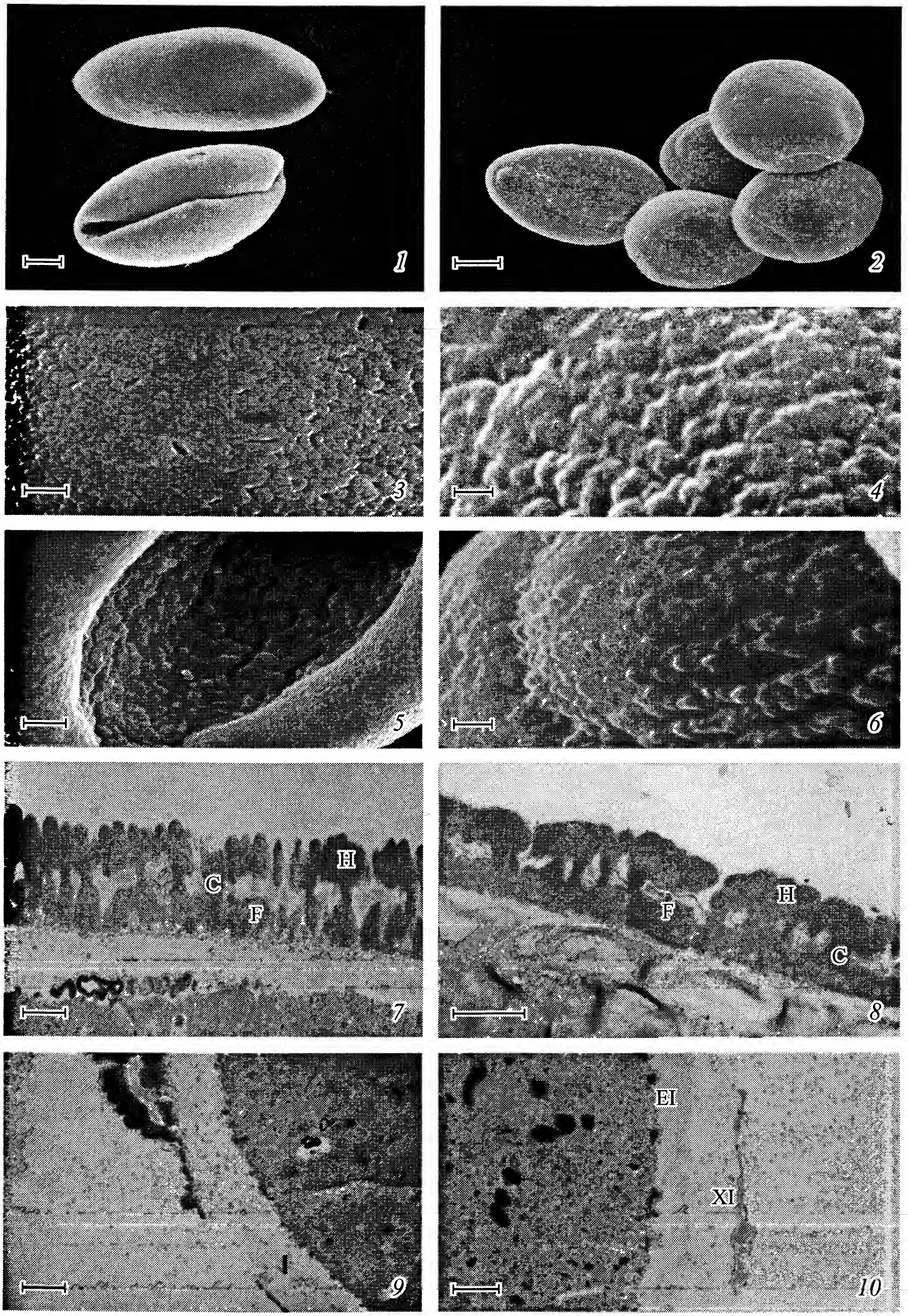


Таблица. Пыльцевые зерна *Gagea lutea* и *G. nakaiana.*

1, 2 — общий вид пыльцевых зерен; *3, 4* — скульптура поверхности пыльцевых зерен; *5, 6* — поверхность мембраны борозды; *7—10* — ультратонкие срезы спородермы пыльцевых зерен; *1, 3, 5, 7, 9* — *G. lutea*; *2, 4, 6, 8, 10* — *G. nakaiana.* С — столбик, F — подстилающий слой, H — головка столбика, I — интина, EI — эктинтина, XI — эндинтина. Масштабные линейки, мкм: *1, 2* — 10; *5* — 2; *3, 4, 6—10* — 1.

К ст. А. Н. Ивановой и др., с. 880

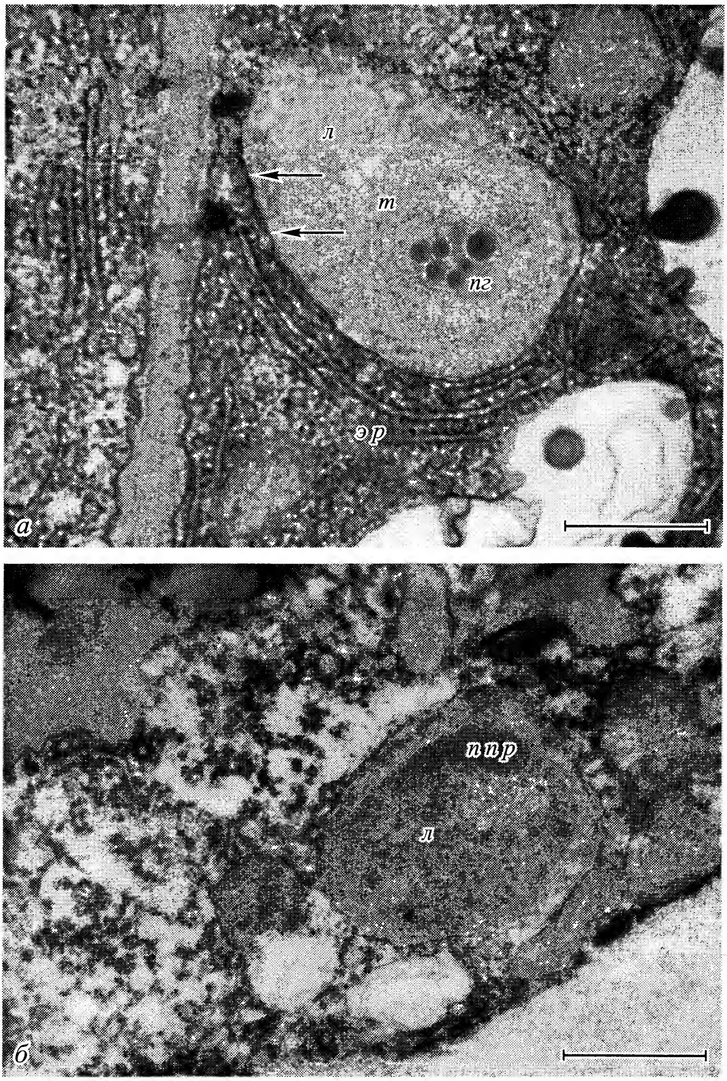


Таблица. Фрагменты секреторных клеток железистого волоска растений *Drosera rotundifolia*, полученных в культуре *in vitro*.

а — апикальная клетка головки, *б* — латеральная клетка головки. *л* — лейкопласт, *пг* — пластоглобулы, *п п р* — периферический пластидный ретикулум, *т* — тилакоид, *э р* — эндоплазматический ретикулум. Стрелками обозначены контакты мембран эндоплазматического ретикулума и оболочки пластиды. Масштабная линейка — 0.5 μм.

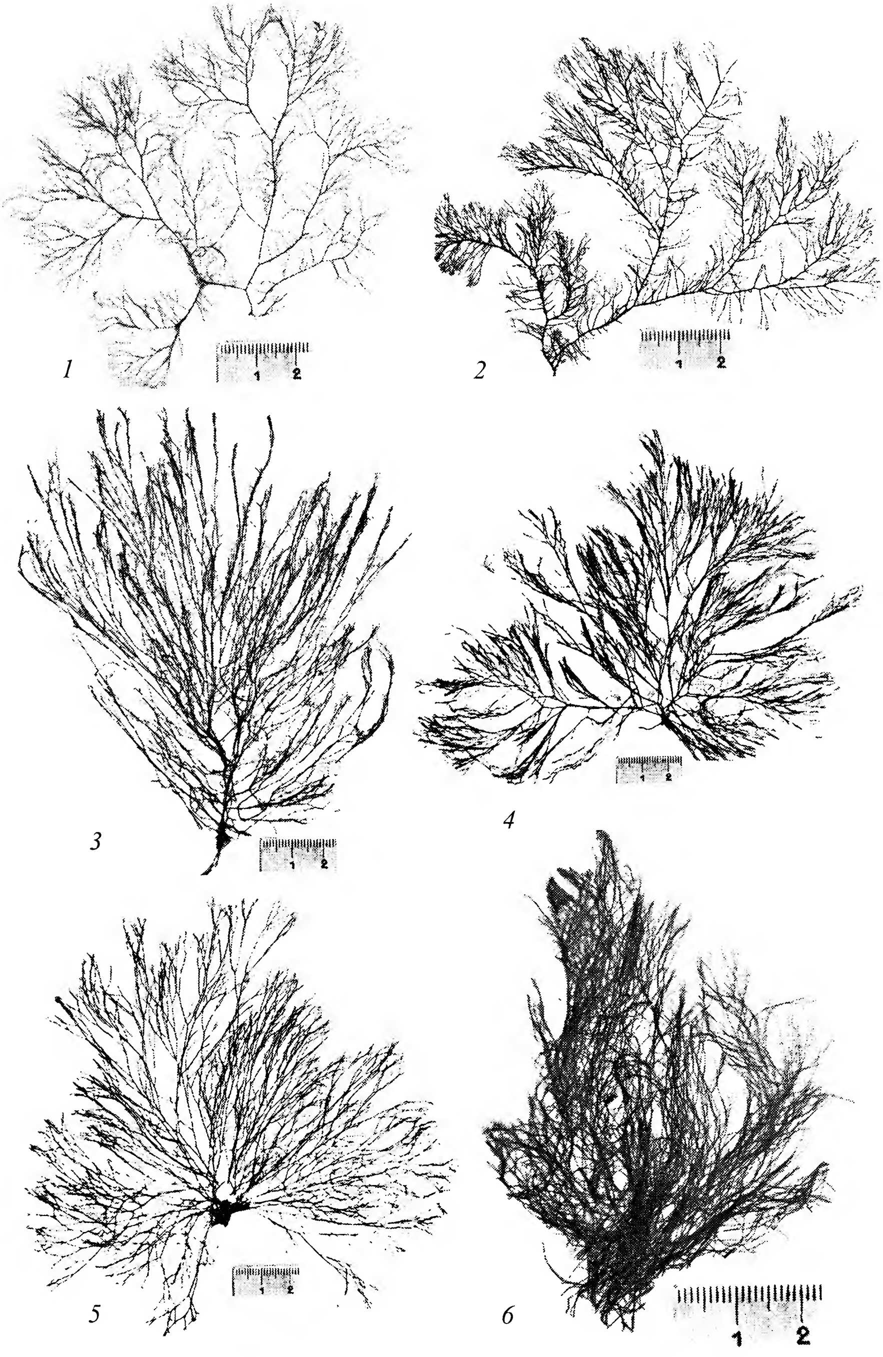


Таблица I. Внешний вид *Ceramium virgatum* (*1—5*) и *C. deslongchampii* (*6*) из Белого моря.

К с. 888

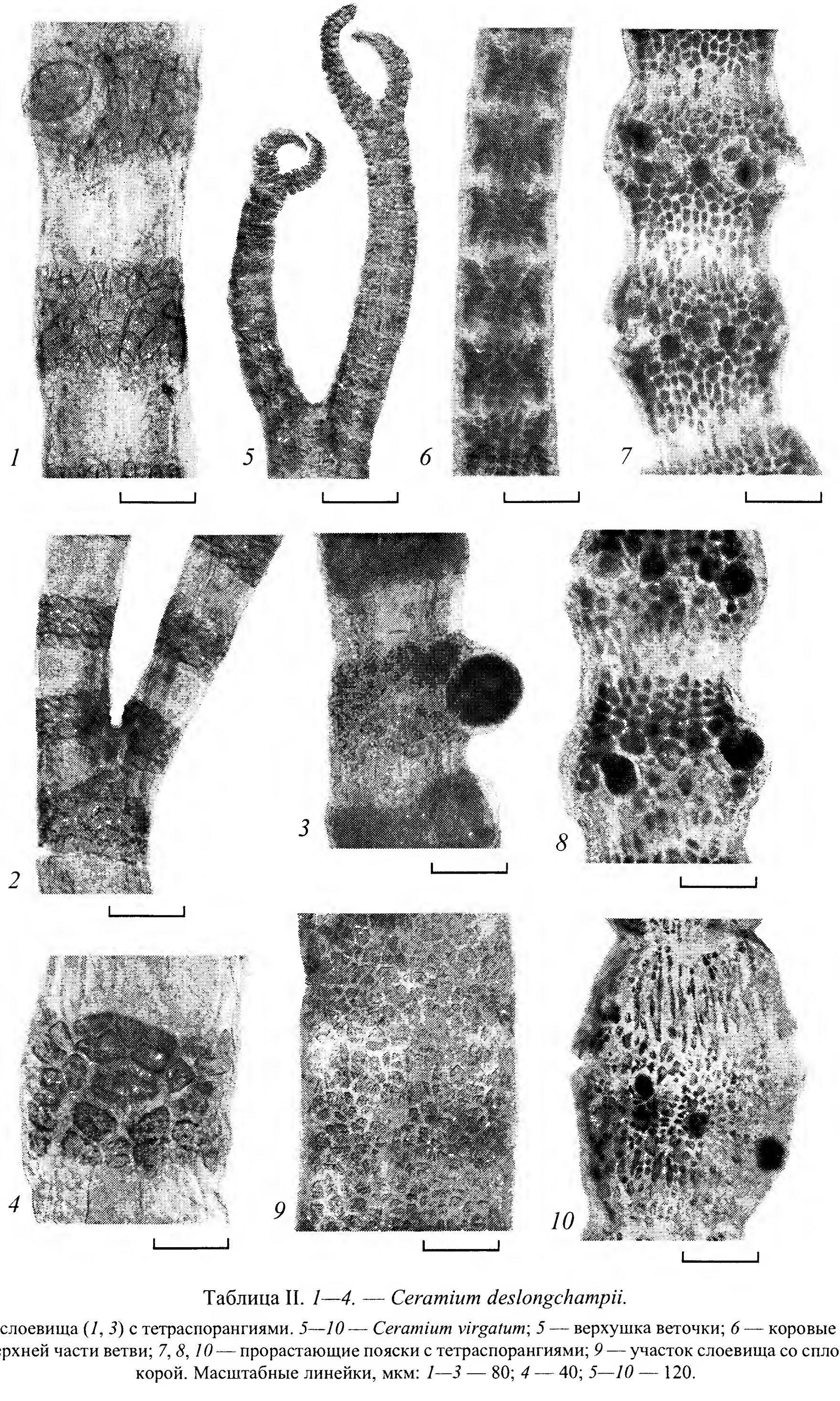


Таблица II. *1—4.* — *Ceramium deslongchampii.*

Части слоевища (*1*, *3*) с тетраспорангиями. *5—10* — *Ceramium virgatum*; *5* — верхушка веточки; *6* — коровые пояски в верхней части ветви; *7*, *8*, *10* — прорастающие пояски с тетраспорангиями; *9* — участок слоевища со сплошной корой. Масштабные линейки, мкм: *1—3* — 80; *4* — 40; *5—10* — 120.

К ст. Н. И. Блюхиной и О. В. Бондаренко, с. 938

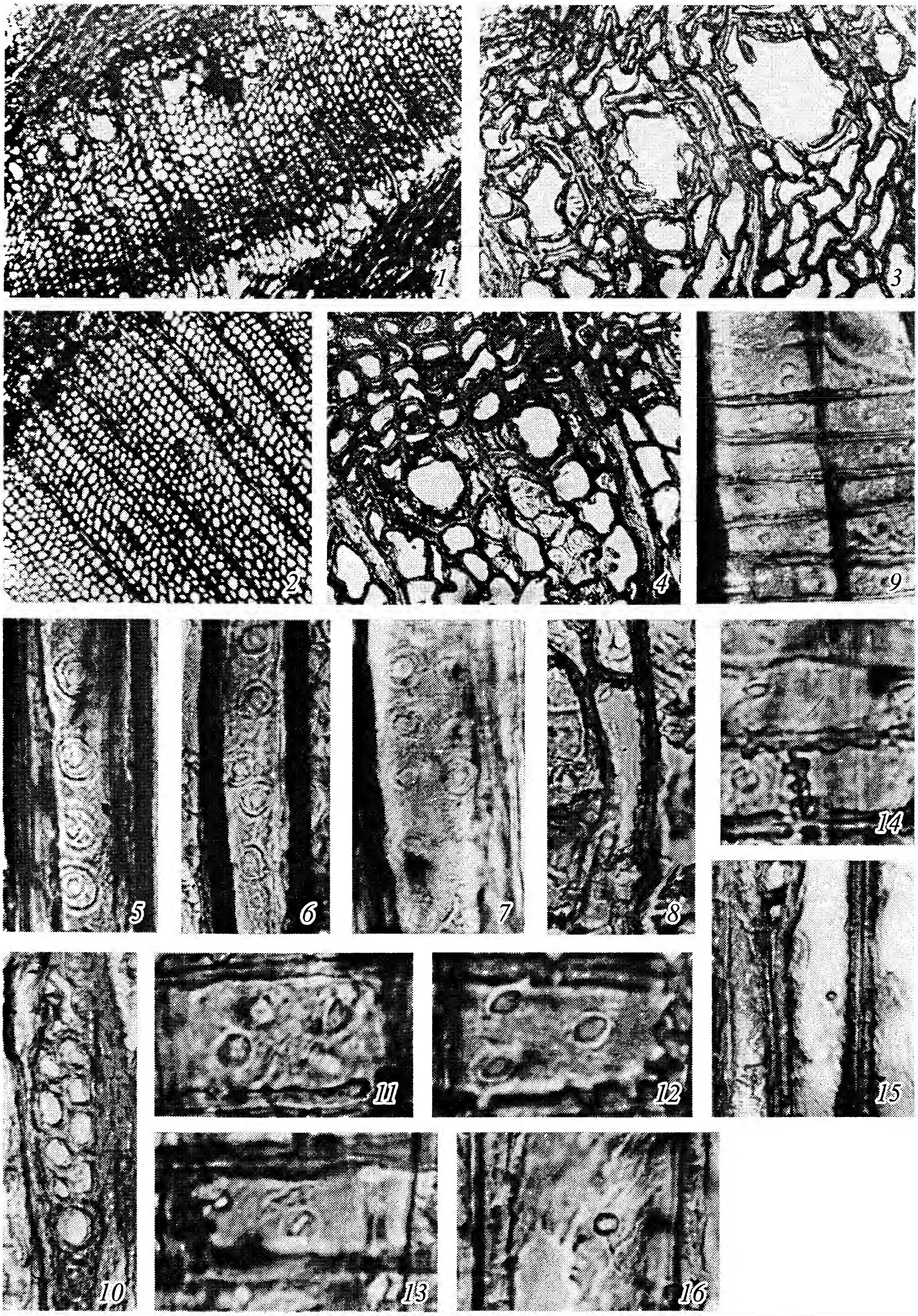


Таблица. *Keteleeria zhilinii* (образец № 20а/81).

1 — годичное кольцо с вертикальными смоляными ходами (голотип); *2* — широкое годичное кольцо в основном из ранней древесины; *3* — вертикальные смоляные ходы в ранней древесине; *4* — вертикальные смоляные ходы в поздней древесине; *5*, *6* — однорядная поровость стенок трахеид; *7* — двурядная поровость стенок трахеид; *8* — тяжевая (осевая) паренхима; *9* — краевая клетка луча по типу лучевой трахеиды, поровость полей перекреста; *10* — луч с двурядным участком; *11*—*13* — поровость полей перекреста; *14* — пористые горизонтальные и тангентальные стенки лучей; *15*, *16* — поровость стенок трахеид. Срезы: *1*—*4* — поперечный; *5*—*9*, *11*—*14* — радиальный; *10*, *15*, *16* — тангентальный. Увеличение: *1*, *2* — ×47; *3*, *4* — ×206; *5*—*10*, *15* —×330; *11*—*14*, *16* — ×825.

К ст. И. А. Ильинской и А. И. Челебаевой, с. 946

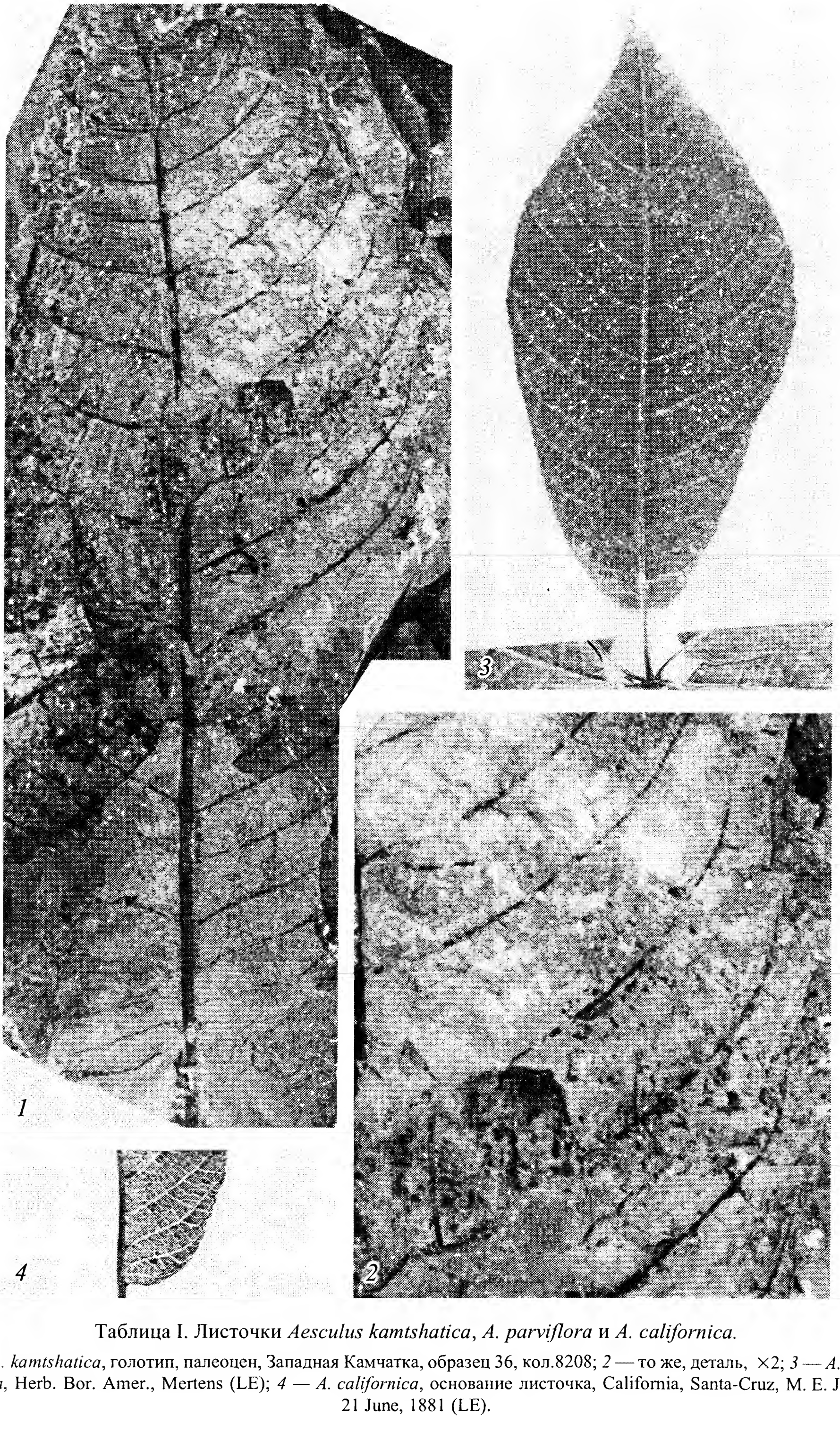
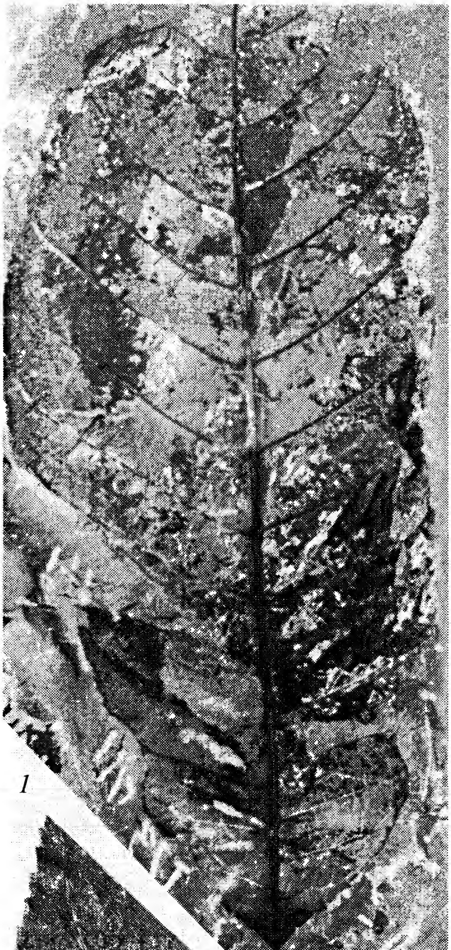
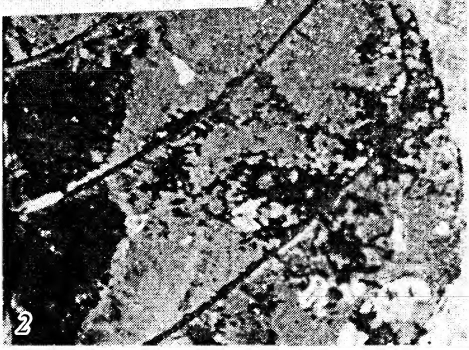


Таблица I. Листочки *Aesculus kamtshatica*, *A. parviflora* и *A. californica*.

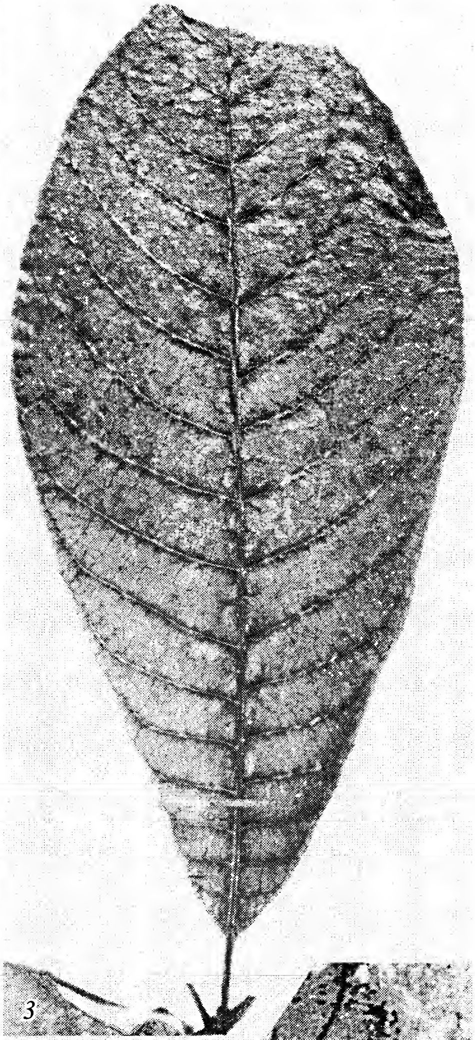
1 — *A. kamtshatica*, голотип, палеоцен, Западная Камчатка, образец 36, кол.8208; *2* — то же, деталь, ×2; *3* — *A. parviflora*, Herb. Bor. Amer., Mertens (LE); *4* — *A. californica*, основание листочка, California, Santa-Cruz, M. E. Jones, 21 June, 1881 (LE).



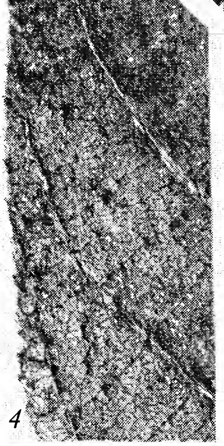
1



2



3



4

Таблица II. Листочки *Aesculus kamtshatica* и *A. parvitflora*.

1 — *A. kamtshatica*, изотип, палеоцен, Западная Камчатка, образец 39, кол. 8208; *2* — то же, фрагмент, ×2; *3* — *A. parviflora*, Сев. Америка, Herb. Mertens, 1807, D. Kula, ×0.9; *4* — то же, фрагмент края, ×2.

К с. 946

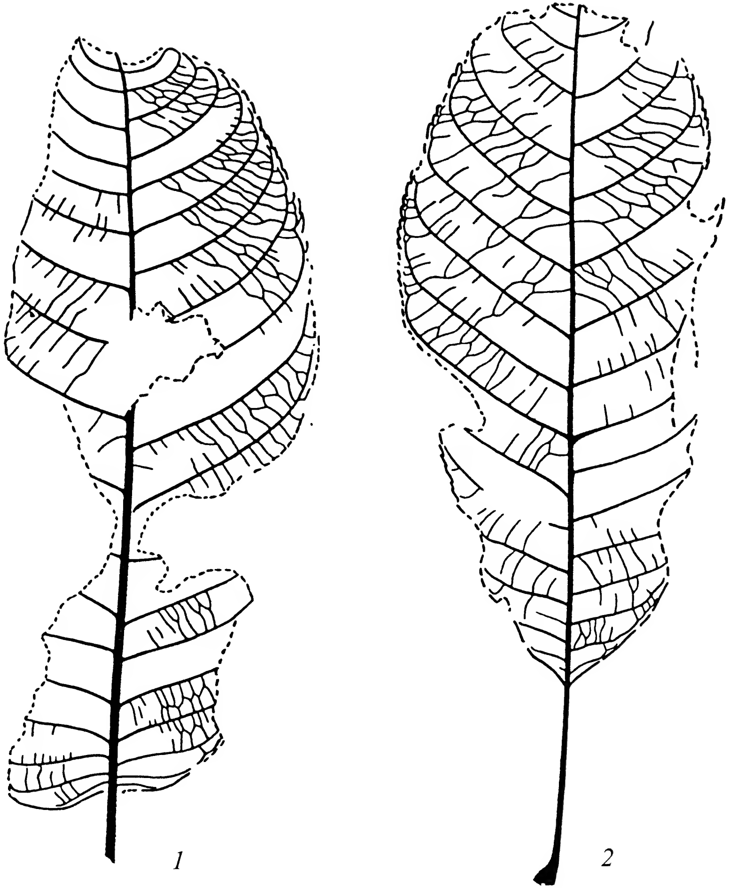


Таблица III. Листья *Aesculus kamtshatica*, ×0.7.

1 — голотип, образец 36; *2* — изотип, образец 39; палеоцен, бухта Тануингинан, Западная Камчатка, кол. 8208. Рисунок А. И. Челебаевой.

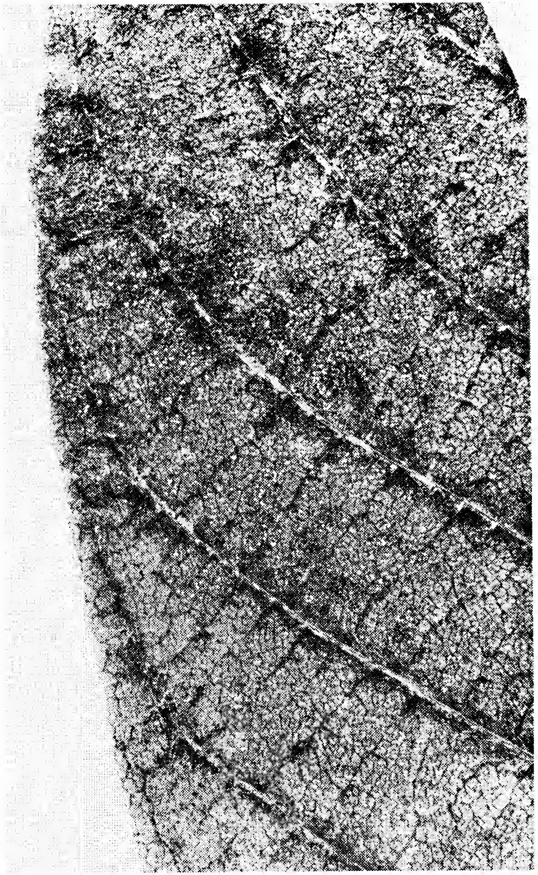


Таблица IV. Детали жилкования, × 3, *Aeculus parviflora*, Сев. Америка, Herb. Mertens.

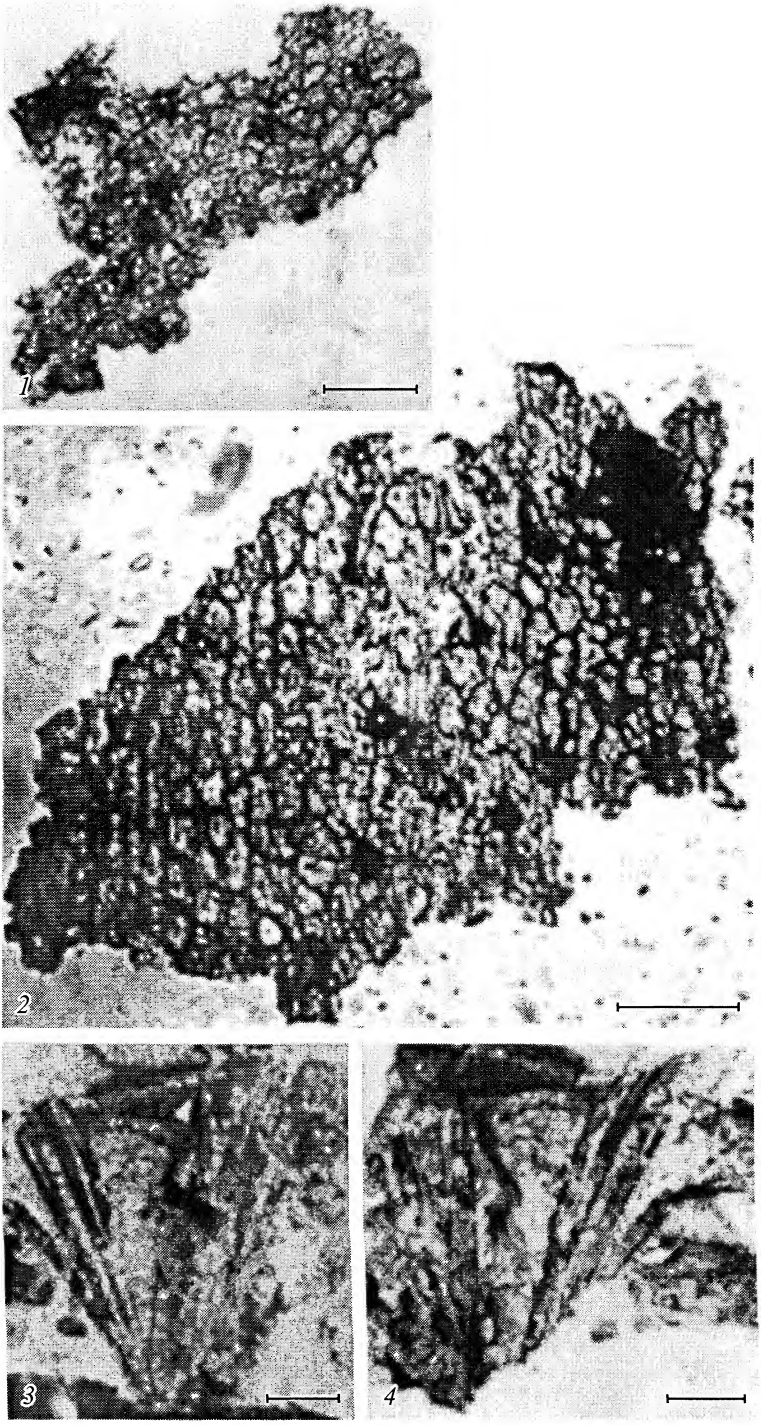


Таблица I. *Doliostomia pechorica* (*1*, *2*) и *D. kazanica* (*3*, *4*).

Doliostomia pechorica. *1* — фрагмент кутикулы в световом микроскопе. Препарат № 24/1851, пункт 1. Местонахождение Вязовка; *2* — фрагмент кутикулы в световом микроскопе. Препарат № 24/1851, пункт 3. Местонахождение Вязовка; *Doliostomia kazanica*: *3* — отпечаток листа с фитолеймой. Экз. № 28А/1850. Местонахождение Александровка. *4* — противоотпечаток листа, изображенного на фиг. 3. Экз. № 28/1850. Местонахождение Александровка.

Масштабные линейки: *1*, *2* — 100 мкм; *3*, *4* — 1 см.

К с. 952

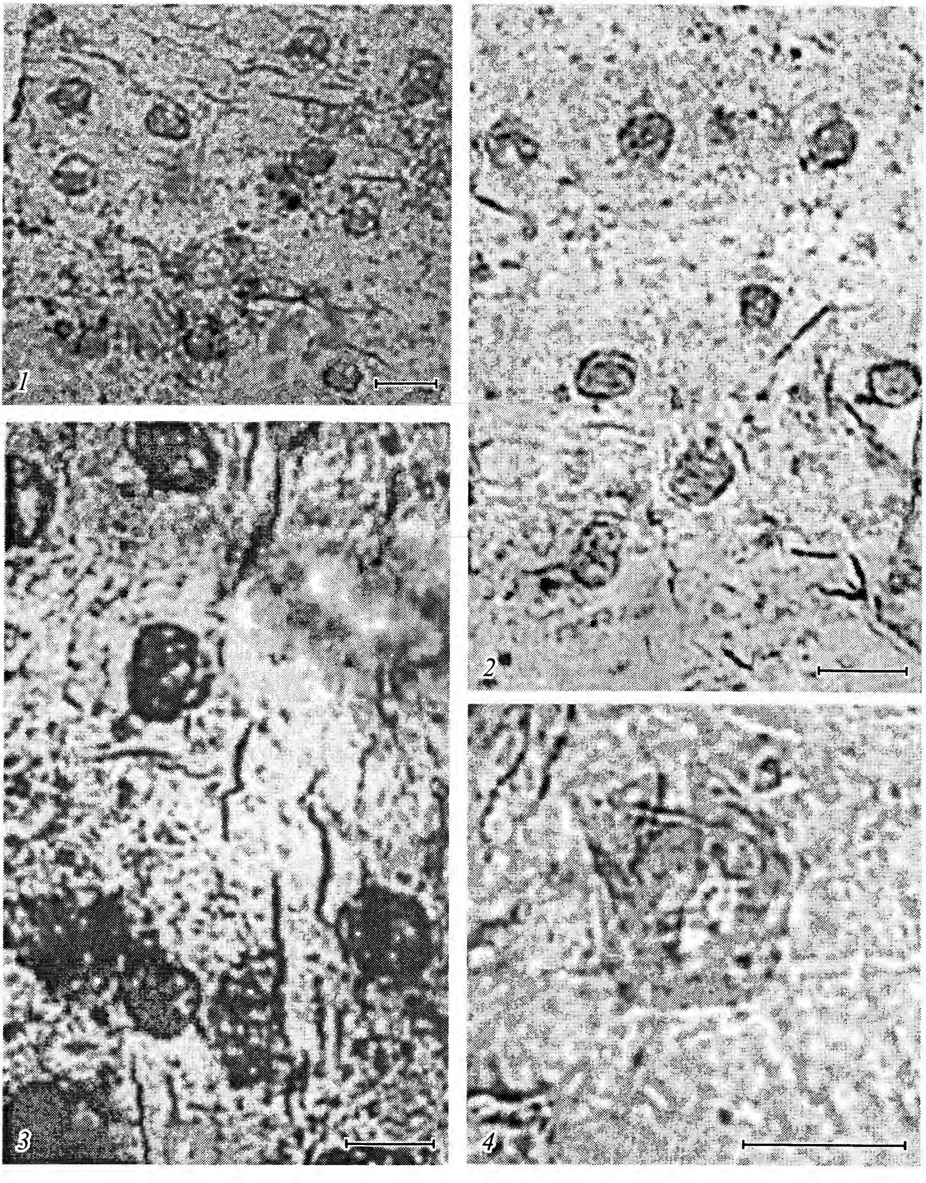


Таблица II. *Doliostomia kazanica*. Кутикула в световом микроскопе.

Местонахождение Александровка. *1* — препарат № 28А-В/1850, пункт 2; *2* — препарат № 28А-В/1850, пункт 1. *3* — препарат № 28А-В/1850, пункт 2. *4* — устьице. Препарат № 28А-В/1850, пункт 3. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2* — 50; *3* — 30; *4* — 20.

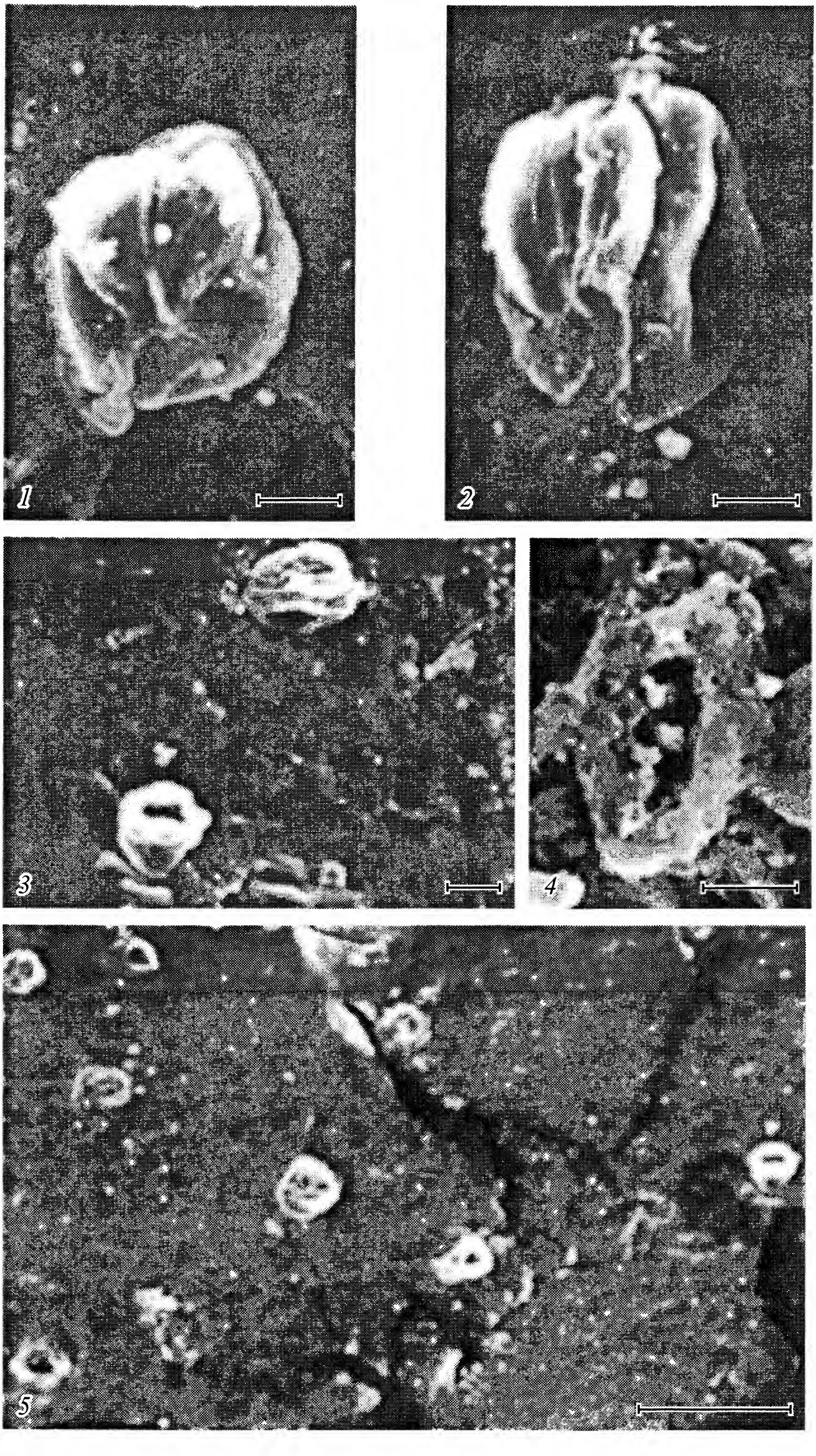
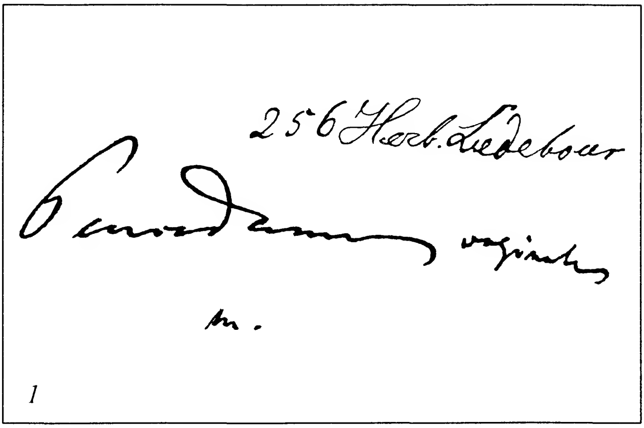


Таблица III. *Doliostomia kazanica.* Кутикула в сканирующем электронном микроскопе.

Местонахождение Александровка. *1, 2* — экз. № 28А/1850. Устьица. Вид с внутренней стороны кутикулы; *3* — экз. № 28А/1850. Кутикула с внутренней стороны; *4* — экз. № 28/1850. Устьице. Вид с внешней стороны кутикулы; *5* — экз. № 28А/1850. Кутикула с внутренней стороны. Масштабные линейки, мкм: *1, 2, 4* — 10; *3* — 20; *5* — 100.

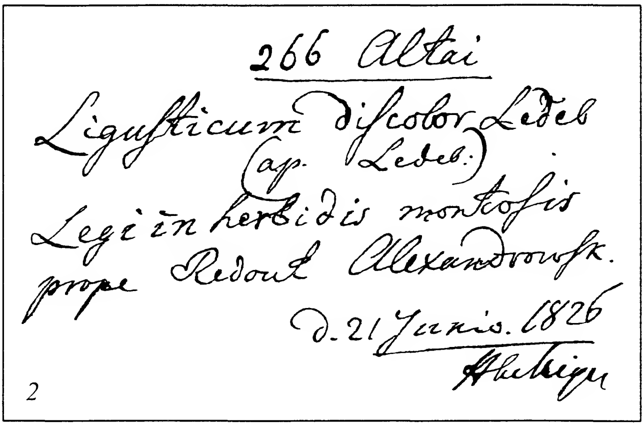


256 Herb. Ledebour

[illegible] vaginatu

m.

1



266 Altai

Ligusticum discolor Ledeb

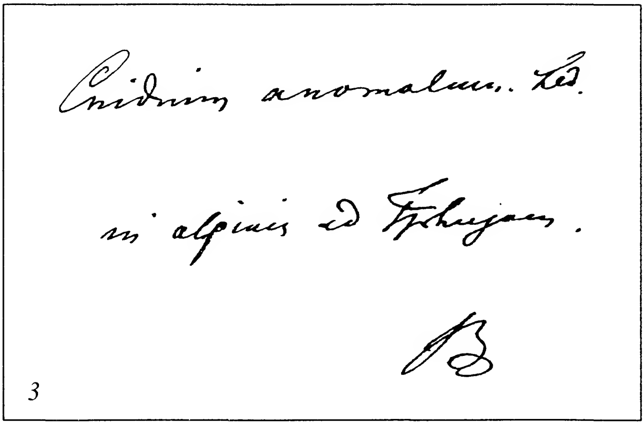
(ap. Ledeb.)

Legi in herbidis montosis

prope Redout Alexandrowsk.

d. 21 Junio. 1826

2



Cnidium anomalum. Led.

in alpinis ad Tschujam.

B

3

Таблица. Образцы автографов на этикетках типовых материалов видов зонтичных, описанных К. Ф. Ледебуром во «Flora Altaica» (Ledebour, 1829).

Автографы: *1* — К. Ф. Ледебур, *2* — К. А. Мейер, *3* — А. А. Бунге.